











# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Ernst Ehlers**

Professor an der Universität zu Göttingen

---

Vierundneunzigster Band

Mit 65 Figuren im Text und 24 Tafeln

---

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1910

E 167  
1

1799

# Inhalt des vierundneunzigsten Bandes

---

## Erstes Heft

Ausgegeben den 16. November 1909

	Seite
P. Bachmetjew, Analytisch-statische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen	1
E. Martini, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. II. <i>Fritillaria pellucida</i> . (Mit 16 Fig. im Text u. Taf. I—III)	81

---

## Zweites Heft

Ausgegeben den 14. Dezember 1909

K. Okajima, Untersuchungen über die Sinnesorgane von <i>Onychodactylus</i> . (Mit 6 Fig. im Text u. Taf. IV, V)	171
Victor Widakowich, Über die erste Bildung der Körperform bei <i>Entypie</i> des Keimes. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ratte. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. VI—VIII)	240
D. Th. Ssinitzin, Studien über die Phylogenie der Trematoden. 2. <i>Bucephalus v. Baer</i> und <i>Cercaria ocellata</i> De la Vall. (Mit Taf. IX u. X)	299

---

## Drittes Heft

Ausgegeben den 8. Februar 1910

	Seite
E. Becker, Zum Baue des Postantennalorgans der Collembolen. (Mit Taf. XI u. XII) . . . . .	327
V. Dogiel, Untersuchungen über einige neue Catenata. (Mit 6 Fig. im Text u. Taf. XIII, XIV) . . . . .	400
Ernst Meyer, Über die Entwicklung der Blindschleiche ( <i>Anguis fragilis</i> L.) vom Auftreten des Proamnion bis zum Schlusse des Amnion. (Mit 8 Fig. im Text u. Taf. XV, XVI) . . . . .	447
Franz Mataré, Über eine neue Tetracotyle im Hirn von <i>Phoxinus laevis</i> . (Mit 3 Fig. im Text u. Taf. XVII) . . . . .	488

## Viertes Heft

Ausgegeben den 8. März 1910

Annie Weiss, Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XVIII—XXI) . . . . .	541
W. J. Schmidt, Das Integument von <i>Voeltzkowia mira</i> Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut. (Mit 24 Fig. im Text u. Taf. XXII—XXIV) . . . . .	605

# Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen.

Von

Prof. Dr. **P. Bachmetjew**

(Sophia).

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	2
I. Tatsächlicher Teil . . . . .	3
A. Untersuchungsmaterial . . . . .	3
1. Bienenköniginnen . . . . .	3
2. Arbeiterinnen . . . . .	6
α. Arbeiterinnen von einjähriger Königin . . . . .	6
β. Arbeiterinnen von zweijähriger Königin . . . . .	7
γ. Arbeiterinnen von dreijähriger Königin . . . . .	8
δ. Arbeiterinnen von vierjähriger Königin . . . . .	9
a. Eigenartige Arbeiterinnen . . . . .	9
3. Drohnen . . . . .	11
a. »Echte« Drohnen . . . . .	11
α. Drohnen von einjähriger Königin . . . . .	11
β. Drohnen von zweijähriger Königin . . . . .	12
γ. Drohnen von dreijähriger Königin . . . . .	14
δ. Drohnen von vierjähriger Königin . . . . .	15
b. »Falsche« Drohnen . . . . .	16
α. Drohnen von einer nicht copulierten Königin . . . . .	16
β. Drohnen von einer Arbeiterin . . . . .	17
c. Eigenartige Drohnen . . . . .	18
B. Verallgemeinerung der erhaltenen Resultate . . . . .	22
1. Die Anzahl der Haken bei verschiedenen Bienenformen . . . . .	23
2. Maxima der Frequenz bei verschiedenen Bienenformen . . . . .	24
a. Die Anzahl dieser Maxima . . . . .	24
b. Die gegenseitige Stellung dieser Maxima . . . . .	25
c. Die Hakenanzahl, welche den Maxima der Frequenz entspricht . . . . .	31

II. Theoretischer Teil . . . . .	32
1. Eine kurze Übersicht der Theorien über die Geschlechtsbildung der Bienen . . . . .	32
2. Meine Hypothese über die Bedeutung der zwei Maxima der Frequenz . . . . .	34
3. Einige Worte über meine »Halbbefruchtungstheorie« . . . . .	37
4. Das Aufsuchen der Komponenten einer Mischung von Subformen bei der Beibehaltung der Theorie von DZIERZON . . . . .	38
a. Arbeiterinnen . . . . .	39
1. Von einjähriger Königin . . . . .	39
2. Von zweijähriger Königin . . . . .	40
3. Von dreijähriger Königin . . . . .	40
4. Von vierjähriger Königin . . . . .	41
5. Eigenartige Arbeiterinnen . . . . .	41
b. »Echte« Drohnen . . . . .	42
1. Von einjähriger Königin . . . . .	43
2. Von zweijähriger Königin . . . . .	43
3. Von dreijähriger Königin . . . . .	45
4. Von vierjähriger Königin . . . . .	46
c. »Falsche« Drohnen . . . . .	47
1. Von einer nicht copulierten Königin . . . . .	47
2. Von einer Arbeiterin . . . . .	47
d. Eigenartige Drohnen . . . . .	48
e. Die Verallgemeinerung der Resultate dieses Abschnittes . . . . .	50
5. Polymorphe Bienenformen und die vermutliche Ursache ihres Entstehens nach der Theorie von DZIERZON . . . . .	55
6. Das Aufsuchen der Komponenten einer Mischung von polymorphen Bienenformen bei der Zuhilfenahme der Präformationstheorie . . . . .	61
a. Die »falschen« Drohnen . . . . .	61
b. Die »echten« Drohnen . . . . .	64
c. Die Arbeiterinnen . . . . .	68
7. Das Vergleichen der Resultate, welche nach der DZIERZONschen und Präformationstheorie erhalten wurden . . . . .	72
Schlußwort . . . . .	73
Resümee . . . . .	76
Das Verzeichnis der benutzten Literatur . . . . .	78

## Einleitung.

Ich hatte bereits früher die Gelegenheit, einige Resultate, welche ich bei der Untersuchung der Bienen nach der analytisch-statistischen Methode erhalten habe, zu veröffentlichen (2, 3, 4, 5). Man hat mir damals vorgeworfen (9, 11, 22), daß ich bei meinen Untersuchungen

ungenügend zahlreiches Material benutzte, und daß meine Resultate deshalb nur einen zufälligen Charakter tragen. Im Laufe der Zeit sammelte ich jedoch so viel Material, daß ich jetzt instande bin, nicht nur den früheren Standpunkt dadurch zu verteidigen, sondern noch neue Konsequenzen zu ziehen.

Bei den vorliegenden Untersuchungen benutzte ich, wie früher, die Haken am vorderen Rande der Hinterflügel als variierendes Merkmal, wobei bei der Zählung derselben ein Mikroskop mit 20- bzw. mit 40facher Vergrößerung zur Anwendung kam.

## I. Tatsächlicher Teil.

### A. Untersuchungsmaterial.

Das von mir gesammelte Material stammt aus Bulgarien, Deutschland (Darmstadt) und Rußland und bezieht sich speziell auf *Apis mellifera* L. Ich habe stets darauf geachtet, daß mir je 100 Drohnen und Arbeiterinnen aus einem und demselben Bienenstock gesammelt wurden. Viel Material ist von mir nicht untersucht worden, wie z. B. aus Tiflis (Kaukasus), aus Wolsk, Gouvernement Ssaradow usw., weil die Exemplare der einzelnen Serien entweder nicht von einem Bienenstock gesammelt wurden, oder weil das Material nicht zahlreich war. Besonderen Dank spreche ich hier aus für die freundliche Beschaffung des Materiales Herren D. JOTZEW, Bienenzuchtinspektor beim Ackerbauministerium in Sophia, und F. DICKEL, Lehrer in Darmstadt, so wie Herren TH. STANKOW und J. BURESCH für die unermüdliche Hilfe beim Zählen der Haken auf den Flügeln der Bienen.

Ich führe hier zuerst die Untersuchungen mit Königinnen, dann mit Arbeiterinnen und Drohnen an.

#### 1. Bienenköniginnen.

Zur Untersuchung kamen 169 Königinnen, welche ich hauptsächlich aus Bulgarien erhielt; in dieser Anzahl sind auch die Resultate von G. KOSCHEWNIKOW (22) mit 11 Königinnen eingeschlossen. Die Anzahl der Haken bei einem und demselben Exemplar auf dem rechten bzw. linken Flügel ist aus der Tabelle I ersichtlich. Ich führe hier diese Untersuchungstabelle deshalb ausführlich an, weil solches Material wohl nicht so leicht wieder anzuschaffen sein wird, und doch wird es vielleicht zu weiteren Untersuchungen benutzt werden.

Tabelle I. Königinnen.

Lauf. Nummer	Anzahl der Haken		Lieferant	Lauf. Nummer	Anzahl der Haken		Lieferant	Lauf. Nummer	Anzahl der Haken		Lieferant	Lauf. Nummer	Anzahl der Haken		Lieferant
	Rechte Flügel	Linke Flügel													
1	18	—	1	43	20	20	7	85	18	17	7	127	19	20	9
2	17	16	1	44	18	19	7	86	18	16	7	128	17	20	9
3	17	20	2	45	16	22	7	87	19	20	7	129	23	19	9
4	18	19	3	46	21	21	7	88	19	18	7	130	20	20	10
5	18	19	4	47	21	22	7	89	20	20	7	131	15	17	10
6	17	19	4	48	17	17	7	90	20	20	7	132	18	16	10
7	17	17	4	49	22	20	7	91	18	17	7	133	19	18	10
8	18	19	4	50	19	20	7	92	19	18	7	134	19	16	10
9	16	15	4	51	19	20	7	93	16	16	7	135	18	—	10
10	17	—	4	52	20	20	7	94	20	18	7	136	19	17	10
11	21	19	5	53	19	18	7	95	16	16	7	137	20	20	10
12	19	20	5	54	21	18	7	96	19	18	7	138	20	—	10
13	17	17	5	55	19	18	7	97	21	20	7	139	17	17	10
14	18	20	5	56	23	23	7	98	17	16	7	140	19	19	10
15	21	17	5	57	—	21	7	99	19	21	7	141	16	20	10
16	18	16	5	58	21	17	7	100	20	20	7	142	—	16	10
17	17	20	5	59	18	19	7	101	20	17	7	143	16	16	11
18	18	20	5	60	18	18	7	102	20	17	7	144	16	16	11
19	21	18	6	61	18	16	7	103	20	18	7	145	19	17	11
20	20	23	7	62	20	18	7	104	17	16	7	146	18	18	11
21	18	—	7	63	18	—	7	105	13	14	8	147	18	18	11
22	18	19	7	64	17	18	7	106	18	19	8	148	18	18	11
23	20	18	7	65	15	17	7	107	14	16	8	149	19	18	11
24	16	18	7	66	20	20	7	108	17	18	8	150	19	18	11
25	21	20	7	67	16	15	7	109	16	20	8	151	20	18	11
26	20	18	7	68	21	20	7	110	20	17	8	152	18	19	11
27	16	18	7	69	20	18	7	111	17	19	9	153	23	—	11
28	18	18	7	70	18	18	7	112	17	15	9	154	18	20	12
29	20	23	7	71	16	16	7	113	18	18	9	155	19	18	12
30	20	—	7	72	18	—	7	114	16	17	9	156	23	21	12
31	19	19	7	73	21	20	7	115	18	19	9	157	18	18	12
32	20	19	7	74	19	20	7	116	16	17	9	158	18	16	12
33	20	17	7	75	20	20	7	117	16	16	9	159	20	19	12
34	20	18	7	76	21	20	7	118	16	18	9	160	18	15	12
35	20	18	7	77	18	18	7	119	21	19	9	161	19	20	12
36	22	19	7	78	18	—	7	120	17	14	9	162	17	17	12
37	—	17	7	79	20	18	7	121	15	17	9	163	20	—	12
38	20	17	7	80	18	15	7	122	16	17	9	164	20	17	12
39	18	20	7	81	17	20	7	123	17	—	9	165	18	19	12
40	23	20	7	82	19	18	7	124	15	16	9	166	19	16	12
41	15	16	7	83	18	15	7	125	17	17	9	167	17	16	12
42	17	28	7	84	20	18	7	126	19	17	9	168	16	16	12
												169	20	20	12

1 GOSPODINOW aus Osman-Pasar.

2 GORBANOW aus Sophia.

3 TARAKTSCHJEW aus Slivno.

4 POPPOW aus Belowo.

5 LUKOW aus Bebrewo.

6 BETZ aus Ruschtuk.

7 IGNATOW aus Plakowo in der Nähe von Tyrnowo.

8 STAWREW aus Rachowo.

9 Landwirtschaftliche Schule in Sadowo.

10 JOTZEW aus Sophia.

11 KOSCHEWNIKOW aus Moskau.

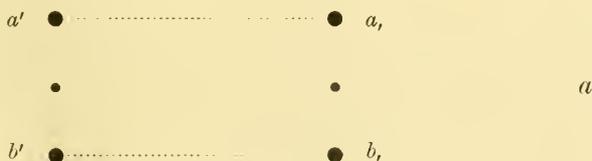
12 DICKEL aus Darmstadt.

Gestützt darauf, erhalten wir folgenden Verlauf der Frequenz<sup>1</sup>:

Tabelle II.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
13	1	—
14	1	2
15	5	6
16	18	22
17	23	26
18	<b>39</b>	<b>38</b>
19	25	20
20	<b>34</b>	<b>34</b>
21	13	4
22	2	2
23	5	3
Summe:	166	157

D. h. die Frequenz bei Königinnen hat sowohl für den rechten wie auch für den linken Flügel je zwei Maxima (bei  $n = 18$  und  $20$ ). Man könnte diese Ergebnisse graphisch darstellen, indem man auf der Abscissenachse die Werte für  $n$  und auf der Ordinatenachse die Werte für die Frequenz aufträgt, wobei entsprechende Kurven je zwei Maxima zeigen würden; ich ziehe jedoch schematische Darstellungen vor, welche in folgendem bestehen: die Maxima bezeichne ich mit großen und die dazwischen liegenden nicht maximalen Werte mit gewöhnlichen Punkten und verbinde die Maxima mit punktierten Linien. Auf diese Weise erhalten wir für die Königinnen folgendes Schema:



Hier bedeuten  $a'$  und  $b'$  die Maxima der Frequenz für den rechten Flügel (39 bzw. 34) und  $a$ , und  $b$ , für den linken Flügel (38 bzw. 34). Dieses Schema ist ganz symmetrisch.

<sup>1</sup> Unter der Frequenz verstehen wir hier die Anzahl der rechten bzw. linken Flügel, welche die bestimmte, in der Kolonne unter »n« angeführte Hakenanzahl besitzen.

## 2. Arbeiterinnen.

Aus Gründen, welche im theoretischen Teil mitgeteilt werden, untersuchte ich die Arbeiterinnen, je 100 Exemplare aus einem und demselben Bienenstock, wobei die Königin ein-, zwei-, drei- oder vierjährig war, von welcher diese Arbeiterinnen abstammten. Dieses streng kontrollierte Material lieferte mir der Bienenzüchter KARL BETZ aus der staatlichen Musterfarm bei Ruschtuk. Diese Untersuchungen ergaben folgenden Verlauf der Frequenz:

### α. Arbeiterinnen von einjähriger Königin.

Tabelle III. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

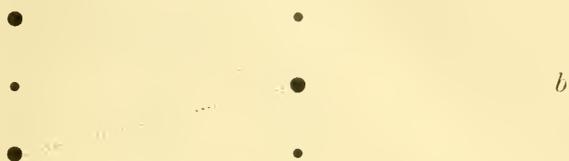
Die Itakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	1	1
18	1	5
19	2	6
20	<b>22</b>	12
21	20	<b>28</b>
22	<b>27</b>	18
23	16	15
24	8	10
25	1	2
26	1	2
27	—	1
Summe:	99	100

Tabelle IV. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia. (Diese Arbeiterinnen stammen von einer in Italien copulierten Königin.)

Die Itakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	1	1
19	2	2
20	9	4
21	11	18
22	<b>21</b>	20
23	21	<b>31</b>
24	<b>21</b>	16
25	16	11
26	5	7
27	2	—
28	1	—
Summe:	110	110

Aus diesen zwei Tabellen ist ersichtlich, daß diese Arbeiterinnen durch zwei Maxima auf dem rechten und ein Maximum

der Frequenz auf dem linken Flügel charakterisiert werden. Die schematische Darstellung für die Arbeiterinnen von 1jähriger Königin ist:



β. Arbeiterinnen von zweijähriger Königin.

Tabelle V. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	1	—
18	1	2
19	7	12
20	<b>28</b>	<b>28</b>
21	<b>31</b>	<b>31</b>
22	18	18
23	9	6
24	2	2
25	2	1
Summe:	99	100

Diese Tabelle ergibt folgendes Schema:

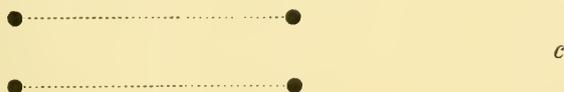


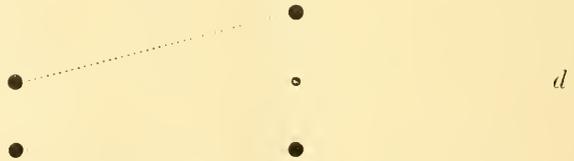
Tabelle VI. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	1	4
19	9	8
20	11	<b>22</b>
21	<b>27</b>	19
22	<b>27</b>	<b>31</b>
23	22	12
24	9	13
25	2	0
26	2	1
Summe:	110	110

Tabelle VII. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia. (Die Königin stammt aus Krain.)

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	—	1
18	1	6
19	10	7
20	22	21
21	28	20
22	28	26
23	7	15
24	3	3
25	1	0
26	—	1
Summe:	100	100

Aus diesen zwei Tabellen ist ersichtlich, daß diese Arbeiterinnen je zwei Maxima der Frequenz sowohl auf dem rechten wie auch auf dem linken Flügel besitzen, wenn auch in gewissen Fällen beide Maxima nebeneinander stehen. Das Schema für die Arbeiterinnen von 2jähriger Königin ist somit:



### γ. Arbeiterinnen von dreijähriger Königin.

Tabelle VIII. Lieferant K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	2	—
18	2	2
19	6	5
20	11	10
21	20	22
22	21	24
23	19	17
24	12	12
25	6	8
26	2	—
Summe:	101	100

Die Charakteristik dieser Arbeiterinnen ist dieselbe wie auch für die Arbeiterinnen von 2jähriger Königin, und zwar das Schema *c*.

δ. Arbeiterinnen von vierjähriger Königin.

Tabelle IX. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	3	3
19	9	13
20	<b>25</b>	22
21	<b>23</b>	<b>28</b>
22	19	19
23	15	11
24	3	3
25	1	2
Summe:	98	101

Diese Arbeiterinnen haben folgendes Schema:



a. Eigenartige Arbeiterinnen.

1) Herr DICKEL sandte mir Arbeiterinnen, welche sich in Drohnenzellen entwickelt haben. Dieselben ergaben folgende Resultate:

Tabelle X. Lieferant: F. DICKEL aus Darmstadt.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	3	2
19	10	5
20	12	13
21	<b>19</b>	<b>19</b>
22	16	15
23	12	<b>15</b>
24	6	11
25	2	—
Summe:	80	80

Somit ergibt sich für diese Arbeiterinnen folgendes Schema:



2) G. KOSCHEWNIKOW (23) erhielt von TH. SCHTSCHERBAKOW folgende Angaben für die Arbeiterinnen der mittlrussischen dunkeln Rasse:

Tabelle XI. Untersucht von TH. SCHTSCHERBAKOW aus Sserpuchow.

Die Hakenanzahl "n"	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	0	1
16	0	0
17	3	3
18	11	5
19	18	20
20	<b>24</b>	<b>27</b>
21	16	22
22	13	12
23	10	5
24	5	4
25	0	1
Summe:	100	100

Diese Tabelle ergibt folgendes Schema:

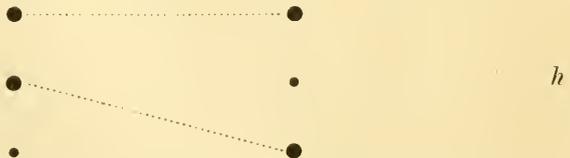


3) G. KOSCHEWNIKOW (23) erhielt von K. SSATUNIN folgende Angaben für die Arbeiterinnen der dunkeln kaukasischen Rasse:

Tabelle XII. Untersucht von K. SSATUNIN aus Tiflis.

Die Hakenanzahl "n"	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	2	0
18	8	4
19	5	11
20	<b>21</b>	<b>28</b>
21	<b>22</b>	15
22	16	<b>15</b>
23	15	13
24	8	11
25	1	1
26	2	2
Summe:	100	100

Diese Arbeiterinnen besitzen folgendes Schema:

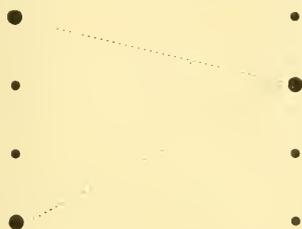


4) Die Messungen von G. KOSCHEWNIKOW (22) in Moskau ergaben für die Arbeiterinnen folgende Resultate:

Tabelle XIII. Untersucht von G. KOSCHEWNIKOW aus Moskau.

Die Hakenanzahl "n	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	3	2
19	2	5
20	12	8
21	10	12
22	5	11
23	9	8
24	4	2
25	4	2
26	1	—
Summe:	50	50

Diese Tabelle ergibt folgendes Schema:



### 3. Drohnen.

#### a. »Echte« Drohnen.

Unter solchen Drohnen verstehen wir Drohnen, welche von normal copulierter Königin abstammen.

#### α. Drohnen von einjähriger Königin.

Tabelle XIV. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl "n	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	—	2
18	3	3
19	8	7
20	16	14
21	20	17
22	24	25
23	17	14
24	7	9
25	3	6
26	1	—
Summe:	99	97

Diese Drohnen haben je ein Maximum der Frequenz auf dem rechten und linken Flügel. Ihr Schema ist somit:



$\beta$ . Drohnen von zweijähriger Königin.

Tabelle XV. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	—	1
18	3	4
19	8	11
20	12	<b>17</b>
21	<b>18</b>	16
22	15	<b>19</b>
23	<b>18</b>	13
24	5	3
25	2	2
26	0	—
27	2	—
Summe:	83	86

Tabelle XVI. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
17	—	1
18	—	2
19	2	3
20	8	11
21	16	<b>15</b>
22	<b>19</b>	11
23	9	<b>13</b>
24	<b>11</b>	12
25	4	3
26	2	—
Summe:	71	71

Beide Tabellen ergeben für diese Drohnen folgendes Schema:

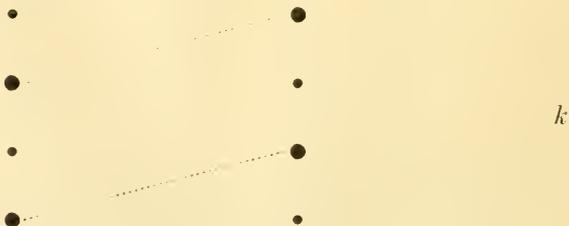


Tabelle XVII. Lieferant: Landwirtschaftliche Schule in Sadowo.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
16	—	1
17	—	0
18	1	1
19	2	7
20	14	8
21	<b>17</b>	<b>20</b>
22	12	18
23	<b>27</b>	13
24	16	14
25	11	<b>16</b>
26	7	7
27	2	3
28	0	2
29	1	—
Summe:	110	110

Für diese Drohnen ergibt sich somit folgendes Schema:

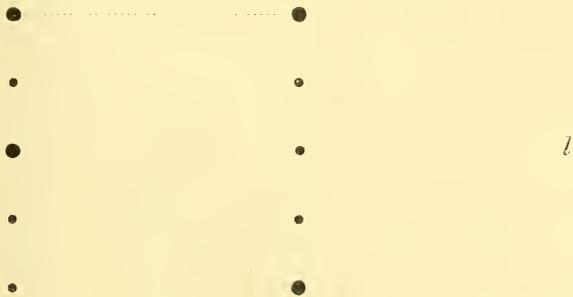
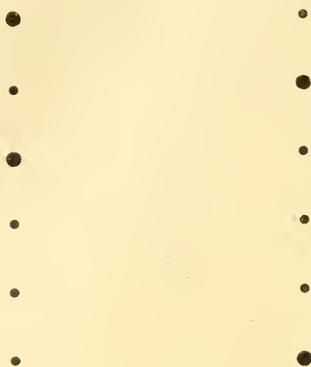


Tabelle XVIII. Lieferant: Landwirtschaftliche Schule in Plevno.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	1	1
16	0	3
17	9	4
18	10	17
19	<b>21</b>	16
20	17	<b>22</b>
21	<b>20</b>	14
22	9	10
23	11	11
24	10	<b>17</b>
25	11	4
26	4	5
27	2	4
28	2	—
Summe:	127	128

Aus dieser Tabelle geht folgendes Schema für diese Drohnen hervor:



γ. Drohnen von dreijähriger Königin.

Tabelle XIX. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	1	1
19	3	2
20	7	9
21	<b>20</b>	12
22	19	<b>29</b>
23	18	17
24	15	<b>17</b>
25	9	7
26	3	6
27	2	1
28	2	—
29	1	—
Summe:	100	101

Diese Drohnen haben folgendes Schema:



Tabelle XX. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
16	—	1
17	—	3
18	1	4
19	1	3
20	12	6
21	<b>28</b>	<b>27</b>
22	19	18
23	<b>20</b>	<b>20</b>
24	10	11
25	5	5
26	3	1
27	1	1
Summe:	100	100

Tabelle XXI. Lieferant: F. DICHEL aus Darmstadt.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	1	—
19	2	2
20	2	10
21	10	13
22	23	14
23	<b>24</b>	<b>19</b>
24	13	15
25	<b>13</b>	<b>18</b>
26	7	4
27	3	1
28	0	0
29	1	1
Summe:	99	97

Diese zwei letzten Tabellen ergeben folgendes Schema für diese Drohnen:



♂. Drohnen von vierjähriger Königin.

Tabelle XXII. Lieferant: K. BETZ aus Ruschtuk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz		Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel		Rechter Flügel	Linker Flügel
17	2	—	23	19	11
18	3	7	24	7	6
19	9	10	25	4	2
20	12	13	26	—	2
21	16	20	Summe:	93	96
22	<b>21</b>	<b>25</b>			

Diese Drohnen (Tabelle XXII) ergeben folgendes Schema:



Außerdem erhielt ich von Herrn SARBEW aus TYTNOWO 100 Drohnen von einer »sehr alten« Königin, welche fast ausschließlich Drohneneier ablegte. Diese Drohnen ergaben folgende Resultate:

Tabelle XXIII. Lieferant: SARBEW aus Tynnowo.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
13	1	—
14	2	—
15	2	2
16	8	7
17	11	20
18	21	21
19	17	18
20	16	14
21	13	11
22	4	4
23	2	3
Summe:	100	100

Diese Drohnen ergeben somit folgendes Schema:



b. »Falsche« Drohnen.

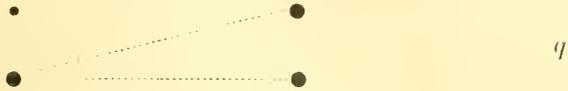
Unter solchen Drohnen verstehen wir Drohnen, welche entweder von einer nicht copulierten Königin oder von einer Arbeiterin abstammen.

a. Drohnen von einer nicht copulierten Königin.

Tabelle XXIV. Lieferant: F. DICKEL aus Darmstadt.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	1	—
16	4	6
17	13	10
18	15	20
19	22	21
20	19	18
21	15	11
22	5	6
23	2	2
24	3	4
25	1	0
26	—	0
27	—	1
Summe:	100	99

Diese Drohnen haben somit folgendes Schema :



**β. Drohnen von einer Arbeiterin.**

Solche Drohnen erhielt ich außer von Herrn F. DICKEL aus Darmstadt, auch noch von D. JOTZEW, Bienenzuchtinspektor bei dem Ackerbauministerium in Sophia.

Tabelle XXV. Lieferant: D. JOTZEW aus Sophia.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	1	1
16	3	4
17	9	5
18	15	12
19	16	17
20	<b>28</b>	25
21	15	<b>30</b>
22	12	12
23	8	5
24	3	2
25	3	0
26	1	1
Summe :	114	114

Tabelle XXVI. Lieferant: F. DICKEL aus Darmstadt.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	3	—
16	0	3
17	7	5
18	8	9
19	7	10
20	<b>17</b>	10
21	12	<b>14</b>
22	8	12
23	5	3
24	2	0
25	1	2
Summe :	70	68

Diese beiden Tabellen ergeben für diese Drohnen folgendes Schema :



## c. Eigenartige Drohnen.

1) Herr F. DICHEL sandte mir Drohnen, welche von einer normal copulierten Königin abstammten, aber ihre Entwicklung in Arbeiterinnenzellen durchgemacht haben. Dieselben ergaben folgende Resultate:

Tabelle XXVII. Lieferant: F. DICHEL aus Darmstadt.

Die Haken- anzahl <i>n</i>	Frequenz		Die Haken- anzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel		Rechter Flügel	Linker Flügel
17	1	2	22	13	20
18	6	5	23	7	8
19	8	8	24	2	3
20	11	11	25	4	4
21	23	13	Summe:	75	74

Somit haben diese Drohnen dasselbe Schema wie diejenigen von einer Arbeiterin.

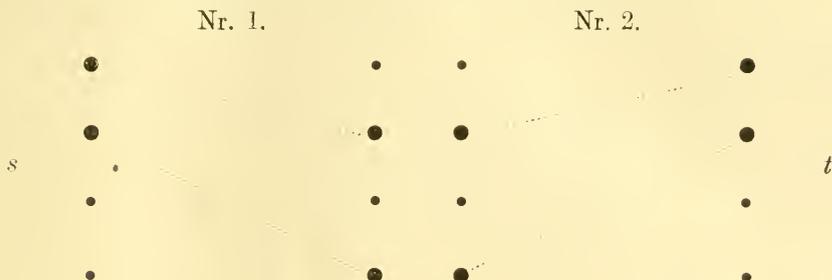
2) Herr F. DICHEL sandte mir Drohnen, welche von einer und derselben Königin abstammen, von welchen aber eine Partie unter abgeänderten Bedingungen sich entwickelte. Die betreffende Stelle in seinem an mich gerichteten Schreiben (vom 21. VIII. 1903) lautet: »Ich setzte mir in diesem Sommer die Aufgabe, genau festzustellen, bei welchem Alter normale Eier in Drohnenzellen noch umbildungsfähig seien in andre Bienenformen. Dies kann nach meinen Versuchsergebnissen überhaupt nur gelingen durch Versuche mit ganz kleinen, bei anhaltend kühlem, feuchtem Wetter hergestellten Kolonien ohne Mutter und anderweite Brut. Unter diesen Bedingungen reichte ich der Kolonie Nr. 2 aus Kolonie Nr. 1 eine mit Eiern besetzte Drohnenwabe. (Diese Eier waren 1½ Tage alt.) Viele verschwand und was zur Entwicklung gelangte, ergab die Drohnen Nr. 2.«

Die beiden Kolonien ergaben folgende Resultate:

Tabelle XXVIII. Lieferant: F. DICHEL aus Darmstadt.

Die Haken- anzahl <i>n</i>	Drohnen der Kolonie Nr. 1		Drohnen der Kolonie Nr. 2	
	Frequenz		Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel	Rechter Flügel	Linker Flügel
18	1	0	1	2
19	2	2	5	3
20	2	10	8	13
21	10	13	22	22
22	23	14	29	23
23	24	19	17	21
24	13	15	18	12
25	13	18	7	7
26	7	4	3	4
27	3	1	2	2
28	0	0	—	—
29	1	1	—	—
Summe:	99	97	112	109

Schematische Darstellung dieser Drohnen ist:



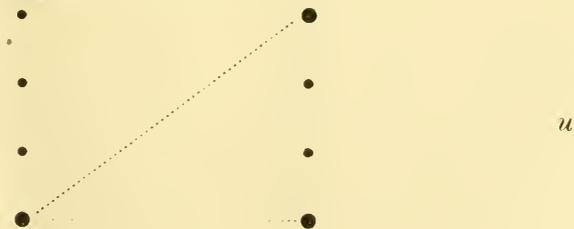
d. h. sie sind einander umgekehrt symmetrisch.

3) Ich erhielt von S. LAWLINZEW aus Wolsk (Gouvernement Ssaradow, Rußland) Drohnen ohne weitere Angabe. Dieselben ergaben folgende Resultate:

Tabelle XXIX. Lieferant: S. LAWLINZEW aus Wolsk.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
15	1	—
16	1	—
17	1	—
18	4	6
19	8	12
20	14	<b>18</b>
21	15	16
22	18	14
23	<b>20</b>	<b>22</b>
24	10	8
25	4	1
26	4	1
27	—	1
Summe:	100	99

Somit ist das Schema für diese Drohnen:



4) G. KOSCHEWNIKOW führt in seiner Abhandlung (23) die Resultate der Untersuchung von mittelrussischen Drohnen an, welche TH. SCHTSCHERBAKOW angestellt hat. Diese Resultate sind folgende:

Tabelle XXX. Untersucht von TH. SCHTSCHERBAKOW.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
16	2	6
17	9	12
18	17	17
19	21	<b>23</b>
20	<b>25</b>	<b>22</b>
21	17	10
22	6	9
23	2	1
24	0	0
25	1	0
Summe:	100	100

Diese Tabelle ergibt folgendes Schema für diese Drohnen:

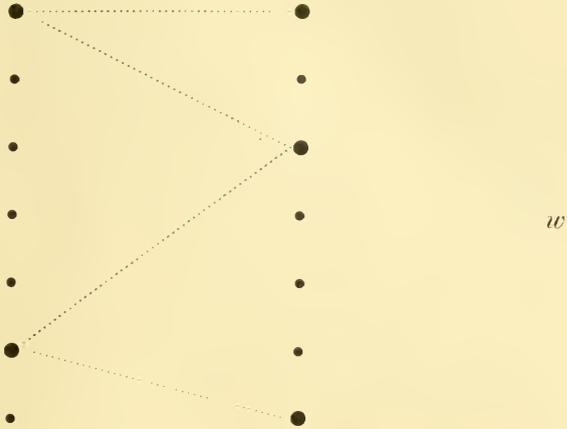


5) G. KOSCHEWNIKOW (23) erhielt von K. SSATUNIN die Resultate der Messungen von Drohnen der dunkeln kaukasischen Rasse. Folgende Tabelle enthält diese Resultate:

Tabelle XXXI. Untersucht von K. SSATUNIN aus Tiflis.

Die Hakenanzahl <i>n</i>	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
14	0	1
15	0	1
16	8	7
17	12	13
18	<b>25</b>	<b>22</b>
19	20	16
20	16	<b>17</b>
21	5	11
22	3	4
23	<b>6</b>	1
24	1	<b>4</b>
25	2	3
26	1	0
27	1	0
Summe:	100	100

Daraus ergibt sich folgendes Schema:



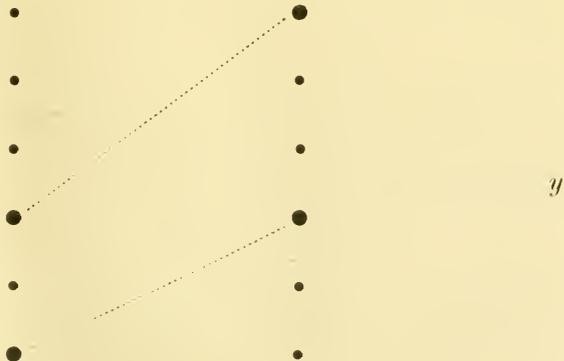
6) G. KOSCHEWNIKOW (22) untersuchte die Drohnen aus Moskau und erhielt folgende Resultate:

Tabelle XXXII. Untersucht von G. KOSCHEWNIKOW aus Moskau.

Die Haken- anzahl $n$	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
16	—	2
17	1	1
18	4	6
19	3	3
20	10	6
21	11	12
22	7	8
23	8	4

Die Haken- anzahl $n$	Frequenz	
	Rechter Flügel	Linker Flügel
24	1	3
25	1	0
26	0	1
27	1	2
28	1	1
29	2	1
Summe:	50	50

Diese Tabelle ergibt folgendes Schema:



### B. Verallgemeinerung der erhaltenen Resultate.

Wollen wir die erhaltenen Resultate in einer Tabelle zusammenstellen, wobei in der Kolonne »Schematische Darstellung der Maxima« nur diejenigen Buchstaben angeführt werden, welche die entsprechenden Schemata nach jeder Tabelle des vorhergehenden Abschnittes bezeichnen. Dabei muß in Betracht gezogen werden, daß einige Schemata unter sich identisch sind, und zwar:  $j = o = g$ ;  $n = a$ ;  $p = v = q$ ;  $s = h$ .

Wir erhalten folgende Tabelle:

Tabelle XXXIII. Zusammenstellung der erhaltenen Resultate.

Die Formen	Nummer der Tabelle	Von wievieljähriger Königin	Die Differenz zwischen der maximalen und minimalen Hakenanzahl	Die Anzahl der Maxima		Schematische Darstellung der Maxima	Die Hakenanzahl				
				Rechter Flügel	Linker Flügel		Bei 1. Maximum		Bei 2. Maximum		
							Rechter Flügel	Linker Flügel	Rechter Flügel	Linker Flügel	
Königinnen	II	—	23—13 = 10	2	2	<i>a</i>	18	18	20	20	
	Fal-sches Drohen { Von der Königin Von der Arbeiterin	XXIV	1	27—15 = 12	1	2	<i>p</i>	19	18	—	19
		XXV	—	26—15 = 11	1	1	<i>r</i>	20	21	—	—
		XXVI	—	25—15 = 10	1	1	<i>r</i>	20	21	—	—
		III	1	27—17 = 10	2	1	<i>b</i>	20	21	22	—
Arbeiterinnen . . . .	IV	1	28—18 = 10	2	1	<i>b</i>	22	23	24	—	
	V	2	25—17 = 8	2	2	<i>c</i>	20	20	21	21	
	VI	2	26—18 = 8	2	2	<i>d</i>	21	20	22	22	
	VII	2	26—17 = 9	2	2	<i>d</i>	21	20	22	22	
	VIII	3	26—17 = 9	2	2	<i>e</i>	21	21	22	22	
	IX	4	25—18 = 7	2	1	<i>e</i>	20	21	21	—	
	X	?	25—18 = 7	1	2	<i>f</i>	21	21	—	23	
	XI	?	25—15 = 10	1	1	<i>g</i>	20	20	—	—	
	XII	?	26—17 = 9	2	2	<i>h</i>	20	20	21	22	
	XIII	?	26—18 = 8	2	1	<i>i</i>	20	21	23	—	
	»Echte« Drohen. . . .	XIV	1	26—17 = 9	1	1	<i>g</i>	22	22	—	—
		XV	2	27—17 = 10	2	2	<i>k</i>	21	20	23	22
		XVI	2	26—17 = 9	2	2	<i>k</i>	22	21	24	23
XVII		2	29—16 = 13	2	2	<i>l</i>	21	21	23	25	
XVIII		2	28—16 = 13	2	2	<i>l</i>	19	20	21	24	
XIX		3	29—18 = 11	1	2	<i>m</i>	21	22	—	24	
XX		3	27—16 = 11	2	2	<i>a</i>	21	21	23	23	
XXI		3	29—18 = 11	2	2	<i>a</i>	23	23	25	25	
XXII		4	26—17 = 9	1	1	<i>g</i>	22	22	—	—	
XXIII		?	23—13 = 10	1	2	<i>p</i>	18	17	—	18	
XXVII		?	25—17 = 8	1	1	<i>r</i>	21	22	—	—	
XXVIII		?	29—18 = 11	2	2	<i>h</i>	22	23	23	25	
XXVIII		?	27—18 = 9	2	2	<i>t</i>	22	21	24	22	
XXIX		?	27—15 = 12	1	2	<i>u</i>	23	20	—	23	
XXX		?	25—16 = 9	1	2	<i>p</i>	20	19	—	20	
XXXI		?	27—14 = 13	2	3	<i>w</i>	18	18	23	20, 24	
XXXII		?	29—16 = 13	2	2	<i>y</i>	21	18	23	21	

Diese Resultate kann man verallgemeinern nach verschiedenen Richtungen, und zwar:

**1. Die Anzahl der Haken bei verschiedenen Bienenformen.**

Diese Anzahl variiert in breiten Grenzen, was schon CHESHIRE (12) bekannt war. Er gibt folgende Grenzen dieser Variabilität an: für Arbeiterinnen 19—23, für Drohnen 21—26 und für die Königinnen 13—21. G. KOSCHEWNIKOW (22) verbreiterte diese Grenzen, indem er angibt: für Arbeiterinnen 18—26, für Drohnen 16—29 und 23 für das Maximum bei Königinnen. Meine Untersuchungen von über 3000 Bienenexemplaren, wobei ich etwa 150 000 Haken zu zählen hatte, ergaben diese Grenzen für alle Bienenformen zu 13—29.

Für einzelne Bienenformen beträgt die Variationsamplitude ( $A$ ), d. h. die Differenz zwischen der maximalen und minimalen Hakenanzahl, ohne Rücksicht auf die Serie und darauf, ob auf dem rechten oder auf dem linken Flügel, wie folgt, wobei  $A_{max.}$  die maximale und  $A_{min.}$  die minimale Variationsamplitude bedeuten:

Formen	$A_{max.}$	$A_{min.}$
Königinnen . . . . .	$23 - 13 = 10$	
»Falsche« Drohnen	$27 - 15 = 12$	$25 - 15 = 10$
Arbeiterinnen . . . . .	$28 - 15 = 13$	$25 - 18 = 7$
Drohnen . . . . .	$29 - 13 = 16$	$23 - 18 = 5$

Daraus ist ersichtlich, daß bei dieser Anordnung der Formen die Werte für die maximale Amplitude nach aufsteigender und für die minimale nach der absteigenden Reihe folgen; mit andern Worten: die größte maximale Amplitude besitzen die »echten« Drohnen, dann folgen Arbeiterinnen, »falsche« Drohnen und Königinnen; die kleinste minimale Amplitude besitzen wiederum Drohnen, dann folgen Arbeiterinnen, »falsche« Drohnen und Königinnen.

Die größte Hakenzahl haben die Drohnen (29), dann folgen Arbeiterinnen (28), »falsche« Drohnen (27) und Königinnen (23). Die kleinste Hakenanzahl haben Königinnen und Drohnen (13), dann folgen Arbeiterinnen und »falsche« Drohnen (15). Somit ist die kleinste Anzahl der Haken bei Bienenformen 13 und die größte 29.

Aus der Tabelle XXXIII ist auch zu ersehen, daß die Hakenzahl mit dem Alter der Königin, von welcher Drohnen bzw. Arbeiterinnen abstammen, sich ändert, was aus folgender Zusammenstellung ersichtlich ist, wo die mittleren Werte für jedes Alter angegeben sind.

Formen	Wie alt war die Königin	Hakenanzahl		Amplitude
		Maximum	Minimum	
Drohnen	1jährig	26	17	9
	2 »	27,5	16,2	11,3
	3 »	28,3	17,3	11
	4 »	24,5	15	9,5
Arbeiterinnen	1jährig	27,5	17,5	10
	2 »	25,7	17,7	8
	3 »	26	17	9
	4 »	25	18	7

Daraus folgt:

1) Die maximale Hakenanzahl bei Drohnen nimmt mit dem Alter der Königin, von welcher sie abstammen, zuerst zu, um im 4. Jahre abzunehmen.

2) Die maximale Hakenanzahl bei Arbeiterinnen nimmt bei diesen Umständen stets ab.

Verrichten die Haken wirklich den Dienst, um den Flug der Arbeiterin zu erleichtern, indem sie ihre Vorder- mit den Hinterflügeln mittels dieser Haken verbindet, dann bringen die Arbeiterinnen, welche von einer jüngeren Königin abstammen, mehr Produkte nach Hause, als solche, welche von einer älteren Königin abstammen. Wir kommen später noch einmal auf diesen Punkt zu sprechen.

## 2. Maxima der Frequenz bei verschiedenen Bienenformen.

### a. Die Anzahl dieser Maxima.

Aus der Tabelle XXXIII ist zu ersehen, daß die Anzahl der Frequenzmaxima zwischen 1 und 3 variiert. Man muß hier bemerken, daß diese Anzahl in gewissen Fällen nicht so leicht zu konstatieren ist, besonders aber dort, wo die Differenz zwischen der kleinsten und der größten Hakenzahl bei einer und derselben Serie zu groß ist. In solchen Fällen sollte man mehr als 100 Exemplare untersuchen. Immerhin kann man in solchen, allerdings nicht so häufigen Fällen die Wahrscheinlichkeitstheorie zur Hilfe ziehen.

Wir wollen hier einige solcher Fälle näher betrachten.

Tabelle VI zeigt bei  $n = 21$  die Frequenz 27; dieselbe Frequenz (27) findet aber auch bei  $n = 22$  statt. In diesem Falle müssen (der Wahrscheinlichkeitstheorie nach) beide Werte (27 und 27) als Maxima betrachtet werden. Dasselbe treffen wir auch in der Tabelle VII.

Tabelle VIII ergibt ein »echtes« Maximum der Frequenz (21) bei  $n = 22$ ; bei  $n = 21$  treffen wir aber den Wert 20 für die Frequenz. In diesem Falle sind beide Werte (20 und 21) Maxima. Dasselbe bezieht

sich auch auf den linken Flügel (22 und 24), da, wenn wir mehr Exemplare als 100 hätten, die Zahl 22 unbedingt nur um eine Einheit vom zweiten Maximum (24) sich unterscheiden, oder dieser Unterschied ganz wegfallen würde.

Schwieriger ist der Fall zu entscheiden, welcher in der Tabelle X vorkommt. Dort sind für den linken Flügel zwei Maxima (19 und 15) notiert. Das zweite Maximum (15) ist deshalb bezeichnet worden, weil die Zahl 15 zweimal vorkommt und nebeneinander steht. In diesem Falle muß die Zahl 15, welche bei  $n = 23$  steht, als Maximum betrachtet werden, da von der Zahl 11 auf die Zahl 15 ein Sprung stattfand, während die Kurve zwischen 15 und 15 horizontal verläuft.

In der Tabelle XIII ist die Zahl 11 für den linken Flügel deshalb nicht als noch ein Maximum bezeichnet worden, weil die Anzahl der Exemplare (50) zu gering ist.

Es wäre sehr schwer zu entscheiden, wieviel Maxima der Frequenz der linke Flügel in der Tabelle XVII hat (da die Zahl 18 bei  $n = 22$  auch ein Maximum sein sollte), wenn nicht die Tabelle XVIII wäre, welche den gleichen Fall behandelt und wo der Verlauf der Frequenz entschiedener ist. Hier ist diese Schwierigkeit deshalb vorgekommen, weil die Reihe für  $n$  zu ausgedehnt ist (14 Glieder).

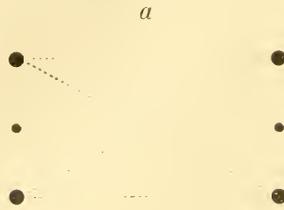
Aus der Zusammenstellung der erhaltenen Resultate (Tab. XXXIII) ersehen wir folgendes:

- 1) Die Königinnen haben je zwei Maxima auf beiden Flügeln.
- 2) »Falsche« Drohnen, welche von einer Arbeiterin abstammen, haben je ein Maximum auf beiden Flügeln, und solche, welche von einer Königin abstammen, ein Maximum auf dem rechten und zwei Maxima auf dem linken Flügel.
- 3) Arbeiterinnen von ein- und vierjähriger Königin haben zwei Maxima auf dem rechten und ein Maximum auf dem linken Flügel; während solche, welche von zwei- und dreijähriger Königin abstammen, je zwei Maxima auf beiden Flügeln besitzen.
- 4) »Echte« Drohnen von ein- und vierjähriger Königin haben in der Regel je ein Maximum auf beiden Flügeln und solche, welche von zwei- und dreijähriger Königin abstammen, je zwei Maxima auf beiden Flügeln.

#### b. Die gegenseitige Stellung dieser Maxima.

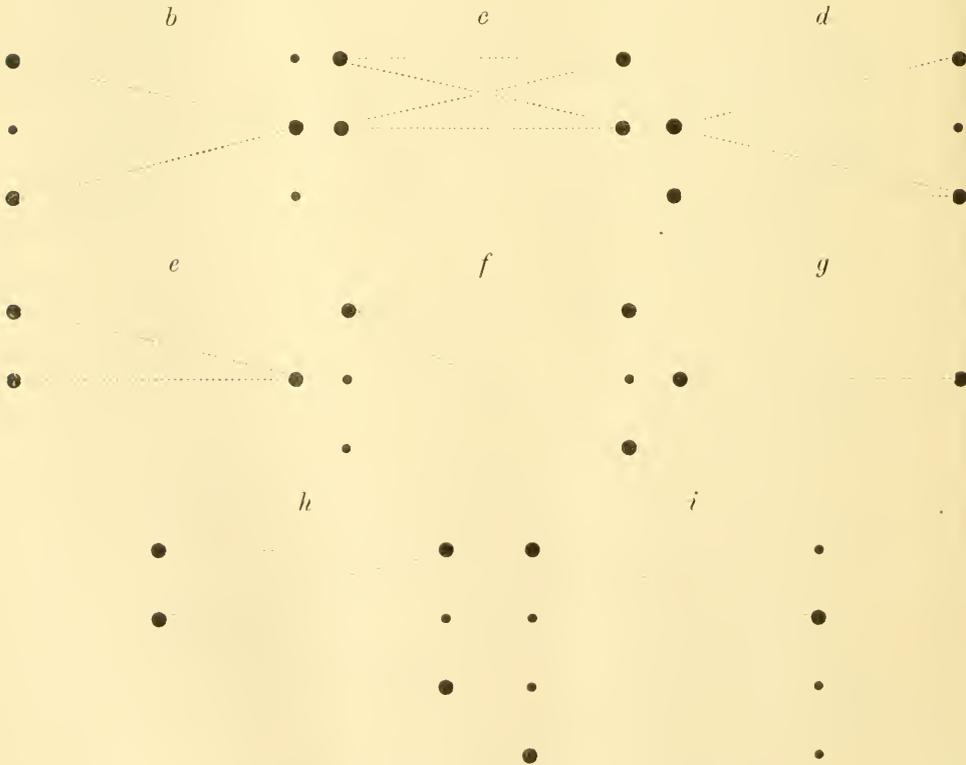
Zu diesem Zweck benutzen wir die Schemata, welche weiter oben nach jeder Tabelle angeführt sind.

1) Für die Königinnen haben wir:

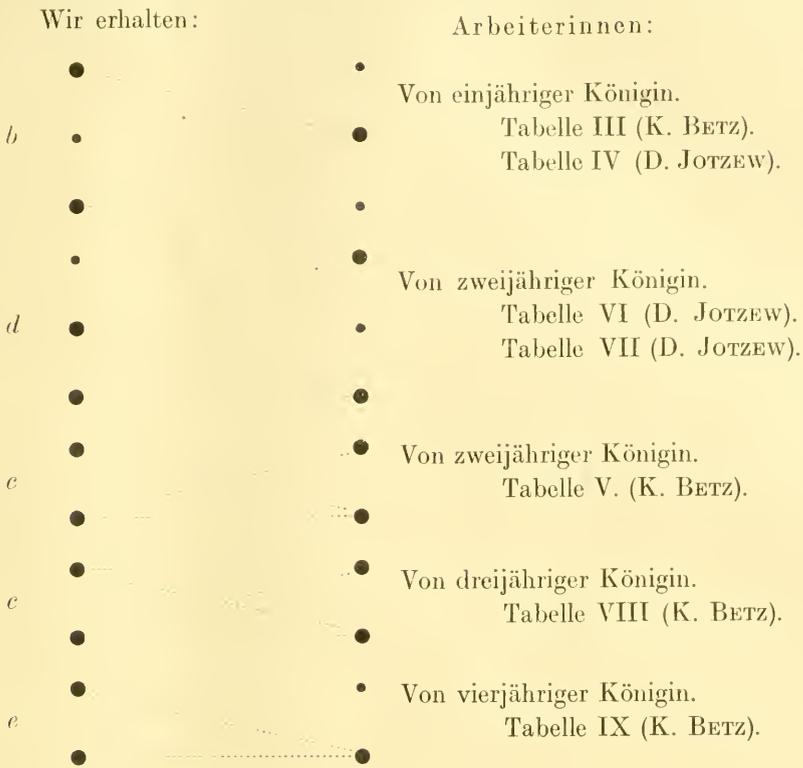


D. h. die Stellung der Maxima auf dem rechten Flügel ist derjenigen auf dem linken Flügel vollständig symmetrisch; dieselben sind durch je ein Minimum voneinander getrennt.

2) Für die Arbeiterinnen haben wir folgende Schemata:



Wir wollen diese Schemata nach dem Alter der Königin ordnen, von welcher diese Arbeiterinnen abstammen.

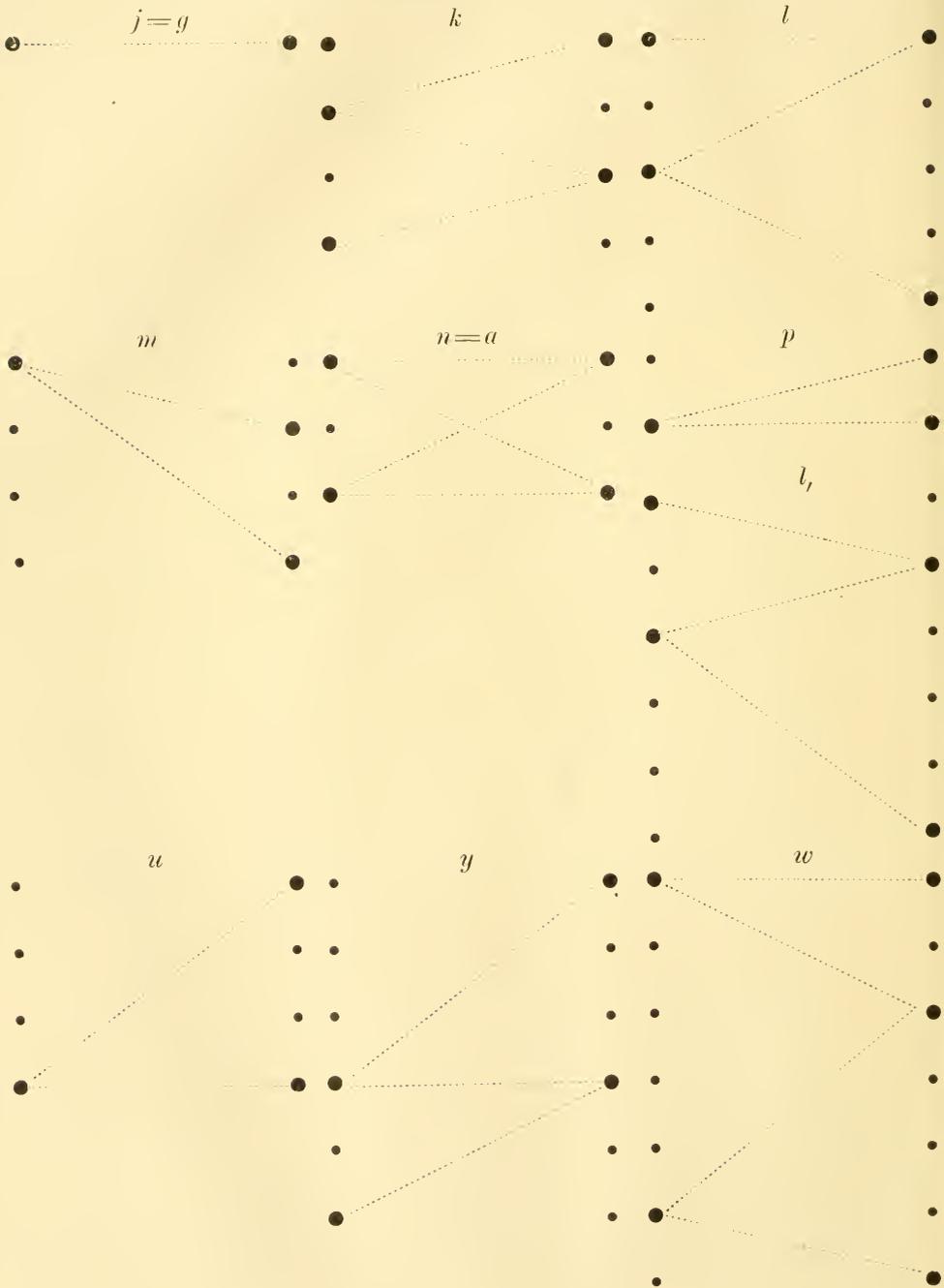


Diese Zusammenstellung zeigt, daß diese Schemata mit dem zunehmenden Alter der Königin einfacher und einfacher werden (besonders trifft dies für die Schemata *d*, *c*, und *e* zu). Es ist zu vermuten, daß, wenn die Königin noch älter wäre, das Schema *e* noch einfacher ausfallen würde. Ein solches Schema geht wirklich aus den Untersuchungen von SCHTSCHERBAKOW hervor, und zwar:

*g* ●.....● Tabelle XI (SCHTSCHERBAKOW).

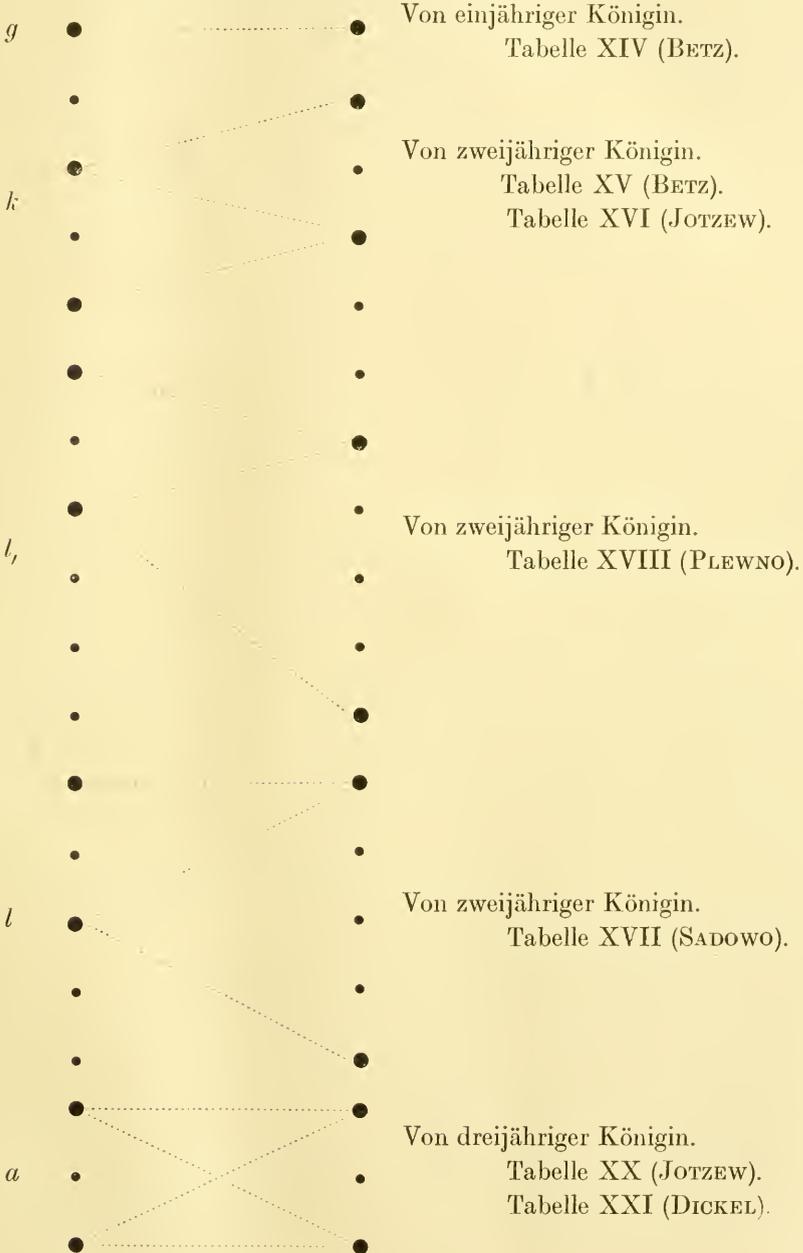
Betrachten wir die übrigen drei Schemata (*f*, *h*, *i*), so bemerken wir, daß das Schema *h* umgekehrt symmetrisch dem Schema *d* ist. Es ist also zu vermuten, daß SATUNIN diese Arbeiterinnen von zweijähriger Königin hatte. Zu der gleichen Kategorie gehört auch das Schema *f*. Das Schema *i* ist für den rechten Flügel zu ausgedehnt, und deswegen steht es seiner Kompliziertheit nach einzig da; es ist zu vermuten, daß KOSCHEWNIKOW diese Arbeiterinnen nicht von einem und demselben Bienenstock gesammelt hat, worüber im theoretischen Teil näher gesprochen wird.

3) Für die »echten« Drohnen haben wir folgende Schemata:

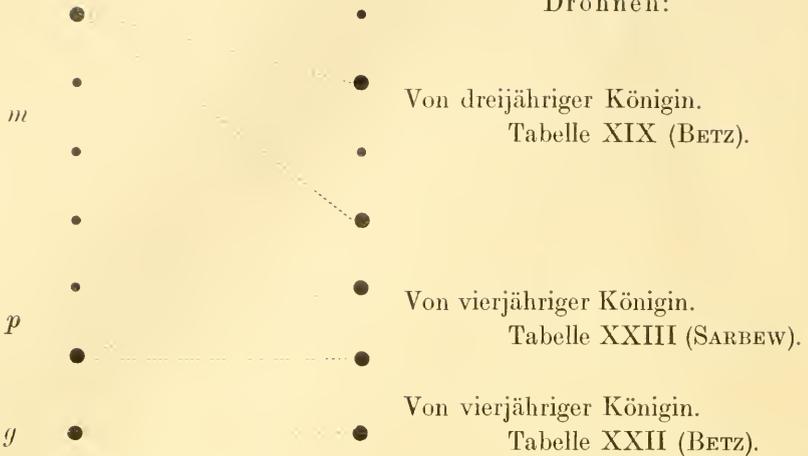


Wenn wir diese Schemata nach dem Alter der Königinnen ordnen, von welchen diese Drohnen abstammen, erhalten wir:

Drohnen:



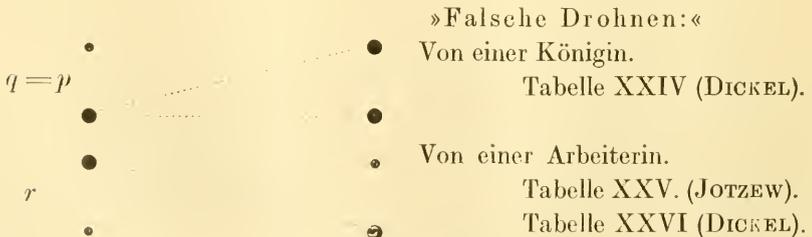
Drohnen:



Aus dieser Zusammenstellung ersehen wir, daß sowohl die Drohnen von einjähriger Königin, wie auch solche von vierjähriger Königin ein und dasselbe Schema besitzen (*g*). Außerdem beobachten wir dabei die Komplizierung der Schemata gegen die Mitte hin. Wir können somit sagen: das Schema für Drohnen von einjähriger Königin ist sehr einfach, kompliziert sich aber mit weiterem Alter der Königin, um zum Schlusse wieder einfach zu werden.

Von den übrigen Schemata (*u*, *y*, *w*, *v*) ist *v* identisch mit *p* (von vierjähriger Königin). Man kann also vermuten, daß SCHTSCHERBAKOW (Tabelle XXX) seine Drohnen von einer sehr alten Königin sammelte, wie es auch SARBEW (Tabelle XXIII) getan hat. Die Drohnen von KOSCHEWNIKOW (Tabelle XXXII) und SATUNIN (Tabelle XXXI) stammen höchstwahrscheinlich von mehreren Bienenstöcken, weshalb ihre Schemata (*y* und *w*) auch so kompliziert und sehr ausgedehnt sind. Das Schema *u* (Tabelle XXIX) stammt, wie LAWLINZEW selbst sagt, von gemischten Drohnen ab.

4) »Falsche« Drohnen ergeben folgende Schemata:



c. Die Hakenanzahl, welche den Maxima der Frequenz entspricht.

Jedem Frequenzmaximum entspricht eine gewisse Hakenanzahl, welche wir die frequenzielle Anzahl ( $n_f$ ) nennen wollen. Diese frequenzielle Anzahl ist der typischen Form eigen, alles andre kann man als Mutationen oder, wie man sagt, Varietäten und Aberrationen betrachten. In Fällen, wo die betreffende Form bei einer bestimmten Hakenanzahl je ein Maximum der Frequenz auf beiden Flügeln besitzt, ist die Bestimmung von  $n_f$  sehr leicht; wo aber solcher Maxima mehrere sind, dann werden wir von sämtlichen frequenziellen Hakenanzahlen ( $n'_f, n''_f, n'''_f$  usw.) eine mittlere nehmen, indem wir die Formel

$$n_f = \frac{n'_f + n''_f + n'''_f + \dots}{z}$$

benutzen werden, wo  $z$  die Anzahl der frequenziellen Hakenanzahlen bedeutet. Wir erhalten:

Formen	Das Alter der Königin	Das arithmetische Mittel für $n_f$		$n_f$ Mittel aus einzelнем Alter	
		jedes einzelnen Alters	jeder einzelnen Form	Minimum	Maximum
Königin . . . . .	—	—	19	—	—
»falsche« Drohnen . . . . .	—	—	19,9	18,8	20,5
Arbeiterinnen . . . . .	I	22	} 21,2	20,7	22
	II	20,8			
	III	21,5			
	IV	20,7			
Drohnen . . . . .	I	22	} 22,2	21,9	22,8
	II	21,9			
	III	22,8			
	IV	22			

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor:

1) Jede Form besitzt ihre eigne charakteristische frequenzielle Hakenanzahl; so beträgt  $n_f$  für Königinnen 19, für »falsche« Drohnen 19,9, für Arbeiterinnen 21,2 und für gewöhnliche Drohnen 22,2.

2) Die Differenz zwischen den mittleren maximalen und minimalen Werten für  $n_f$  ist verschieden für verschiedene Formen; so beträgt diese Amplitude für »falsche« Drohnen  $20,5 - 18,8 = 1,7$ , für Arbeiterinnen  $22 - 20,7 = 1,3$ , und für gewöhnliche Drohnen  $22,8 - 21,9 = 0,9$ . Daraus folgt, daß in betreff der Hakenanzahl am stärksten variabel sind die »falschen« Drohnen, weniger die Arbeiterinnen und am wenigsten die Drohnen.

## II. Theoretischer Teil.

### 1. Eine kurze Übersicht der Theorien über die Geschlechtsbildung der Bienen.

Es gibt mehrere Theorien über die Geschlechtsbildung bei Bienen. Einige von denselben können ihren Prinzipien nach auf die andern reduziert werden. Wir erhalten somit folgende vier Ansichten über diese Frage:

1) Die Theorie von E. PFLÜGER (32) und METZGER (28) läßt das Vorhandensein eines besonderen Geschlechtsorgans bei der Königin zu, welches Männchen reproduziert.

2) Die Theorie von M. v. LENHOSSÉK (27) und O. SCHULTZE (36) setzt das Vorhandensein zweierlei Eier voraus: männliche und weibliche, deren Geschlecht bereits vor der Befruchtung bestimmt ist. Die Befruchtung ist nur für die weitere Entwicklung der weiblichen Eier nötig. Die Bildung der weiblichen Eier in der Königin geht nur bei guter Ernährung der letzteren vor sich.

3) Die Theorie von F. DICKEL (13, 14, 15, 16), KIPPING (21) und A. BETHE (6, 7) besteht in der Zulassung der äußeren Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen. Bei der normal copulierten Königin sind alle Eier befruchtet. Unbefruchtete Eier ergeben nur Drohnen.

4) Die Theorie von DZIERZON (17, 18) nimmt die Befruchtung der Eier als eine Notwendigkeit zur Bildung des weiblichen Geschlechts an. Die Drohnen entwickeln sich ausschließlich aus unbefruchteten Eiern.

Diese Theorien könnten bei gewissen kleinen gegenseitigen Nachlassungen miteinander vereinigt werden. Und in der Tat, nach der Theorie von DZIERZON entwickelt sich aus einem unbefruchteten Ei nur die Drohne, während zur Bildung einer Arbeiterin dieses Ei unbedingt befruchtet sein muß. Nach der Theorie von LENHOSSÉK und SCHULTZE ist das Geschlecht im Ei bereits vor seiner Befruchtung bestimmt, aber aus weiblichen Eiern können keine Arbeiterinnen sich entwickeln, wenn diese Eier nicht befruchtet werden. Von diesem Standpunkt aus widersprechen somit beide Theorien einander nicht, und DZIERZON (bzw. seine Vertreter) sollte nur zulassen, daß das Geschlecht der künftigen Individuen bereits vor der Befruchtung des Eies bestimmt ist, während die Befruchtung nur zur weiteren Entwicklung des weiblichen Eies nötig ist, um daraus eine Arbeiterin zu erhalten; dann würden beide Theorien miteinander identisch sein.

Folgerung aus diesen vereinbarten Theorien ist die allbekannte Tatsache, daß eine unbefruchtete oder eine alte Königin, bei welcher in der Samentasche kein Samen mehr vorhanden ist, ausschließlich Drohnen gibt.

In Anbetracht einer solchen Ähnlichkeit zwischen beiden Theorien konnte H. v. BUTTEL-REEPEN (10), ein großer Anhänger der Theorie von DZIERZON, beim Kritisieren der Theorie von LENHOSSÉK dieselbe nicht ganz verwerfen, indem er sagt: »Ich weiß sehr wohl, daß alle diese Angaben keine unumstößlichen Beweise sind gegen die v. LENHOSSÉKsche Ansicht, aber . . .« (S. 17 des Separat.).

Wenn wir die Theorie von v. LENHOSSÉK und SCHULTZE als die wahrscheinlichste zwischen den andern annehmen, so können wir mit gewissen kleinen Abänderungen auch die Theorie von DICKEL und seinen Anhängern mit ihr vereinbaren.

Und in der Tat, da alle Eier bei einer normalen Königin nach DICKEL befruchtet sind, so müssen aus denselben nach der Theorie von v. LENHOSSÉK und SCHULTZE sowohl die Arbeiterinnen wie auch die Drohnen sich entwickeln, was auch beobachtet wird. Bei einer nicht copulierten oder alten Königin und bei einer Arbeiterin sind die Eier unbefruchtet — womit auch DICKEL einverstanden ist —, deshalb können daraus nach der Theorie von v. LENHOSSÉK und SCHULTZE keine Arbeiterinnen sich entwickeln, sondern nur Drohnen.

Die Theorie von PFLÜGER und METZGER können wir bei diesem Ausgleichen nicht heranziehen, da sie die Königin als Hermaphrodit ansieht und folglich eine besondere Stellung einnimmt.

Wenn wir die Theorie von v. LENHOSSÉK und SCHULTZE als Grundlage annehmen und alles Überflüssige weglassen, können wir alle oben erwähnten Theorien in folgende vereinigen:

Das Geschlecht der künftigen Biene ist bereits im Ei vor seiner Befruchtung bestimmt, weswegen man das Vorhandensein zweierlei Eier zulassen muß, die einen, aus welchen die Männchen sich entwickeln (männliche Eier), und die andern, aus welchen sich Weibchen entwickeln (weibliche Eier). Männliche Eier gebrauchen zu ihrer Entwicklung keine Befruchtung, während die weiblichen Eier ohne Befruchtung keine Weibchen erzeugen können.

Hier haben wir keinen Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbildung, welche DICKEL, KIPPING und BETHE in der Teilnahme der Arbeiterinnen sehen; hier haben wir auch keinen Einfluß der besseren Ernährung auf die Bildung der weiblichen Eier in der Königin, wie es SCHULTZE annimmt; hier haben wir schließlich keine

sterilisierende Wirkung der Samenfäden auf die männlichen Eier, wie es v. LENHOSSÉK nebenbei vermutet. Diese Annahmen sind vorläufig überflüssig.

Indem wir diese vereinbarte Theorie zulassen, stoßen wir jedoch auf eine Reihe von Fragen, welche aus derselben infolge ihrer Allgemeinheit hervorgehen. Diese Fragen sind folgende:

Nach dieser Theorie verlangen die männlichen Eier zu ihrer Entwicklung keine Befruchtung. Welche Bienenform wird sich aus denselben entwickeln, wenn sie befruchtet werden?

Wenn die weiblichen Eier ohne Befruchtung keine Weibchen ergeben können, so fragt es sich, wird dann aus ihnen irgend eine andre Bienenform hervorgehen, oder die Entwicklung stillstehen?

Diese und ähnliche Fragen werde ich versuchen, in den nächsten Kapiteln zu beantworten.

## 2. Meine Hypothese über die Bedeutung der zwei Maxima der Frequenz.

A. QUETELET (34) veröffentlichte 1835 die Prinzipien seiner analytisch-statistischen Methode, welche später eine große Anwendung bei statistischen Untersuchungen erhalten hat. Dieselbe besteht darin, daß man auf der Abscissenachse die Werte irgendwelches variierenden Merkmales und auf der Ordinatenachse die Anzahl der Exemplare, welche dieses Merkmal besitzen (die Frequenz), aufträgt. Die auf diese Weise erhaltene Kurve besitzt in der Regel mehrere Maxima der Frequenz. Aus der Anzahl dieser Maxima schließt man, ob das untersuchte Material von einer reinen Rasse abstammt (im Falle eines Maximums), oder dasselbe eine Mischung von zwei oder mehreren Rassen (im Falle zweier oder mehrerer Maxima) darstellt.

Ich werde hier Resultate einiger solcher Messungen als Beispiel anführen.

O. LATTEK (26) untersuchte einige Hunderte von Eiern des Kuckucks (*Cuculus canorus* L.) und fand für ihre Querachse zwei Frequenzmaxima.

JA. POMADOW (33) untersuchte die Höhe der bulgarischen Rekruten (1898) und fand sowohl für die bulgarische Rasse (4685 Rekruten) wie auch für die türkische Rasse (4685 Rekruten) je zwei Maxima der Frequenz (für die Bulgaren bei 165 und 167 cm, und für die Türken bei 166 und 168 cm).

A. ELKIND (19) untersuchte die Höhe der polnischen Juden an

200 Männern (vom 20. bis 60. Lebensjahre) bis auf 1 cm genau und erhielt zwei Maxima der Frequenz.

Ich untersuchte (1) die Flügellänge bei *Aporia crataegi* L. in Sophia an 685 weiblichen und 122 männlichen Exemplaren und erhielt je zwei Maxima der Frequenz.

Nun hängt, wie ich gezeigt habe (1), die Anzahl der Maxima der Frequenz von der Genauigkeit ab, mit welcher diese geometrischen Messungen angestellt werden. So z. B. ergaben die oben erwähnten Messungen von 685 *Aporia crataegi* ♀ ♀ bei der Genauigkeit von 1 mm ein Maximum der Frequenz, bei der Genauigkeit von 0,5 mm solcher zwei und bei der Genauigkeit von 0,1 mm noch mehrere Nebenmaxima. Man kann auf diese Weise die geometrischen Messungen mit einem Mikroskop vergleichen und sagen, daß die Anzahl der Frequenzmaxima von der Vergrößerungsstärke dieses geometrischen Mikroskops abhängt.

Ich wandte mich deshalb zu algebraischen Messungen, welche diese Nachteile nicht besitzen, weil ihre Genauigkeit eine absolute ist (ganze Zahlen ohne Brüche). Algebraisches Merkmal kann nur die variierende Anzahl irgendwelcher Organe bei dem betreffenden Individuum sein. Ich benutzte zu solchen Messungen zuerst die zusammengesetzten Blätter von *Robinia pseudoacacia*, welche von einem und demselben Baum im Dorfe Knjaschewo (in der Nähe von Sophia) abgezwickelt waren. Gezählt wurden die einzelnen Blättchen links und rechts vom Blattstiel; das Blättchen an der Spitze des Stieles wurde ausgelassen. Ich erhielt dabei folgende Resultate:

*Robinia pseudoacacia* Nr. 1.

Die Anzahl der Blättchen (n)	Frequenz	
	Rechte Seite	Linke Seite
1	—	1
2	2	9
3	8	8
4	24	19
5	<b>37</b>	<b>30</b>
6	23	26
7	40	35
8	<b>51</b>	<b>56</b>
9	13	13
10	1	1
Summe:	199	198

Daraus ist ersichtlich, daß auf beiden Seiten des Blattes je zwei Maxima der Frequenz vorhanden sind (37 und 51 bzw. 30 und 56 bei  $n = 5$  und  $n = 8$ ).

Ich untersuchte noch einen andern Baum, wobei die Anzahl der untersuchten Blätter bis auf 300 erhöht wurde, und erhielt dieselben Resultate, wie es aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

*Robinia pseudoacacia* Nr. 2.

Die Anzahl der Blättchen (n)	Frequenz	
	Rechte Seite	Linke Seite
0	2	2
1	6	2
2	14	17
3	23	24
4	49	41
5	<b>74</b>	<b>84</b>
6	47	43
7	<b>50</b>	<b>48</b>
8	29	32
9	6	5
Summe:	300	298

Daraufhin untersuchte ich die Drohnen, welche von einer Arbeiterin abstammten. Eine Serie erhielt ich von F. DICKEL in Darmstadt und die andre von D. JOTZEW in Sophia. Die algebraische Untersuchung derselben, d. h. die Zählung der Anzahl der Haken auf dem vorderen Rande der hinteren Flügel, ergab die Tabellen XXV und XXVI. Im Resultat wurde je ein Maximum der Frequenz auf dem linken und rechten Flügel erhalten.

Man kann nun fragen, warum *Robinia pseudoacacia* zwei Frequenzmaxima aufweist, während die »falschen« Drohnen solcher nur eins haben? Man kann hier nicht sagen, daß *Robinia pseudoacacia* eine Mischung von zwei Subspecies repräsentiert, wie es nach der Theorie von QUETELET folgen würde. *Robinia pseudoacacia* ist eine »gute« Species und kein Bastard. Andererseits wissen wir, daß dieser Baum nicht, wie z. B. die Weide, aus den gepflanzten Ästen sich entwickeln kann, sondern ausschließlich aus den befruchteten Samen. Außerdem unterliegt es keinem Zweifel, daß die Drohnen, deren Mutter eine Arbeiterin war, aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln.

Die Antwort auf die obige Frage kann nur eine sein: die Befruchtung verursacht zwei und die Parthenogenese ein Maximum der Frequenz. Diese Antwort widerspricht nicht einmal der Theorie von QUETELET, da dort, wo vom Vorhandensein der Mischung von zwei Rassen keine Rede sein kann, kann und muß im Falle der zwei Frequenzmaxima eine Mischung von andern zwei Elementen als Rassen vorhanden sein. Diese Elemente sehe ich im Ei (Samen)

und im Spermatozoid (Blumenstaub), welche bei der Befruchtung sich miteinander vermischen und auf diese Weise ein Individuum mit zwei Maxima der Frequenz ergeben, von welchen das eine dem männlichen Element und das andre dem weiblichen Elemente entspricht. Dort, wo das eine Element fehlt, wie es mit dem Ei einer Arbeiterin der Fall ist, wird notwendigerweise nur ein Frequenzmaximum erhalten.

### 3. Einige Worte über meine „Halbbefruchtungstheorie“.

Wenn die Idee über die Bedeutung zweier Maxima der Frequenz auch sehr einfach ist, verursachte sie doch nach ihrer Veröffentlichung (2, 3, 4, 5) eine sehr starke Kritik seitens v. BUTTEL-REEPEN (9, 10, 11) und G. KOSCHEWNIKOW (23).

Diese Kritik ist einseitig und beruht auf einem Mißverständnis. Ich werde mir deshalb erlauben, die betreffende Stelle (2) zu zitieren, um zu sehen, wie ich mir die »Halbbefruchtungstheorie« vorgestellt habe. Diese Stelle war: »Der rechte Flügel der Drohnen und der linke Flügel der Arbeiterinnen sind das Produkt der Parthenogenese, während der linke Flügel der Drohnen und der rechte Flügel der Arbeiterinnen das Resultat der Befruchtung der Königin darstellen« (S. 42).

Die Erklärungen dazu waren (S. 42): »Wenn dieses Resultat auch sehr unerwartet ist, so deutet es dennoch darauf hin, daß die Eier, welche die Königin ablegt, unnormal befruchtet sind. Diese unnormale Befruchtung kann auf zweierlei Weise erklärt werden:

Erstens kann ein Teil der Eier — sowohl derjenigen, aus welchen Drohnen sich entwickeln, wie auch derjenigen, aus welchen Arbeiterinnen ausschlüpfen — normal befruchtet und der andre Teil ganz unbefruchtet sein. Aus den Eiern erster Kategorie entwickeln sich dann Exemplare, welche die Kurve mit zwei Maxima der Frequenz ergeben, und aus denen zweiter Kategorie nur mit einem Maximum. Wenn wir nun z. B. die Drohnen beider Kategorien zusammennemen, so erhalten wir über den Verlauf der Frequenz bei dieser mechanischen Mischung den Eindruck, als ob jede Drohne aus einem halbbefruchteten Ei sich entwickelte. Dasselbe bezieht sich auch auf die Arbeiterbienen.

Zweitens kann jedes Ei unnormal, sozusagen halbbefruchtet sein.

Daraus folgt, daß sowohl die Arbeiterbiene, wie auch die Drohne halbnormale Individuen vorstellen, welche aus halbbefruchteten Eiern der Königin sich entwickeln; dabei betrifft diese Halbbefruchtung entweder jedes einzelne Ei oder sie besteht darin, daß ein Teil der Eier befruchtet und der andre unbefruchtet ist.

Welche von diesen zwei Ansichten über das Zustandekommen der ‚Halbbefruchtung‘ der Eier die richtigere sein wird, ist schwer zu sagen, da das statistische Material noch nicht ausreichend ist. «

Jetzt haben wir mehr tatsächliches Material als damals, um zu entscheiden, welche von beiden Ansichten die richtigere ist. Wir werden weiter unten sehen, daß die mechanische Mischung von zwei oder mehreren Subformen vollständig genügt, um alle bis jetzt beobachteten Fälle zu erklären; folglich ist die Zulassung der zweiten Ansicht, daß jedes Ei in gewissen Fällen unnormal, sozusagen halbbefruchtet sei, überflüssig.

#### 4. Das Aufsuchen der Komponenten einer Mischung von Subformen bei der Beibehaltung der Theorie von Dzierzon.

Nach der Theorie von DZIERZON entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern stets Drohnen, und aus befruchteten Eiern nur die Arbeiterbienen bzw. Königinnen.

Daraus und nach meiner Theorie über die Bedeutung der zwei Maxima der Frequenz folgt, daß die Komponenten, welche zur Zerlegung eines Arbeiterschemas benutzt werden, je zwei Maxima der Frequenz auf beiden Flügeln und die Komponenten für die Drohnen nur je ein solches Maximum haben müssen. Außerdem müssen diese Komponenten die Bedingung erfüllen, daß sie weiter nicht zerlegbar sind.

Das einfachste Schema für die Drohnen ist offenbar dasjenige, welches aus der Tabelle XIV hervorgeht, folglich ist es auch gleichzeitig die gesuchte Komponente  $\gamma$ . Für die Arbeiterinnen gibt es kein einfacheres Schema, als dasjenige der Tabelle V; wir wollen diese Komponente durch  $\beta$  bezeichnen. Die Königinnen haben nur eine Komponente  $\alpha$ , welche gleichzeitig ihr Schema ist.

Auf diese Weise haben wir folgende Komponenten, welche sich nicht weiter zerlegen lassen:



Das sind die einfachsten Schemata, und zwar:  $\alpha$  für die Königin,  $\beta$  für die Arbeiterin und  $\gamma$  für die Drohne (siehe Tabelle II, das Schema  $a$ , Tabelle XIV, das Schema  $j$  und Tabelle V, das Schema  $c$ ), welche alle den oben erwähnten Bedingungen entsprechen.

Wir wollen nun diese Komponenten zur Zerlegung der in verschiedenen Tabellen festgestellten Schemata anwenden. Dabei muß folgendes bemerkt werden: die Schemata  $\alpha$  und  $\beta'$  könnte man in  $\gamma$  zerlegen; dies kann man aber nicht zulassen, da es dann bedeuten würde, daß die Königin und die Arbeiterin aus unbefruchtetem Ei sich entwickeln, was der Theorie von DZIERZON widersprechen würde.

a. Arbeiterinnen.

1) Von einer einjährigen Königin:

Der Versuch, die Schemata der Tabellen III und IV in Komponenten  $\beta$  zu zerlegen, mißlingt; wir sind deshalb gezwungen, die Komponente  $\alpha$  zu diesem Zwecke zu benutzen. Wir erhalten:

Aus der Tabelle III:

$A = B + C$			$B$	$C$
2 •	• 6	1 •	• 5	1 •
22 •	• 12	13 •	• 10	9 •
20 •	• 28	9 •	• 9	11 •
27 •	• 18	18 •	• 10	9 •
16 •	• 15	5 •	• 4	11 •
8 •	• 10	2 •	• 2	6 •

Aus der Tabelle IV:

$A = B + C$			$B$	$C$
11 •	• 18	2 •	• 7	9 •
21 •	• 20	13 •	• 14	8 •
20 •	• 31	9 •	• 12	11 •
21 •	• 16	14 •	• 13	7 •
16 •	• 11	11 •	• 9	5 •

Legen wir  $B$  und  $C$  aufeinander, so erhalten wir  $A$ , wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man die entsprechenden Zahlen addiert.

2) Von einer zweijährigen Königin:

Aus der Tabelle V:

Das Schema  $c$  ist gleichzeitig auch die Komponente  $\beta$ , braucht folglich nicht zerlegt zu werden.

Aus der Tabelle VI:

Die Zerlegung des Schemas  $d$  in  $\beta$  gelingt nicht, dagegen läßt es sich in  $\alpha$  und  $\beta$  zerlegen. Wir erhalten:

$A = B + C$			$B$			$C$
9 •	• 8	8 •	• 5	1 •		• 3
11 •	• 22	10 •	• 14	1 •		• 8
27 •	• 19	9 •	• 3	18 •		• 16
27 •	• 31	10 •	• 14	17 •		• 17
22 •	• 12	8 •	• 7	14 •		• 5

Aus der Tabelle VII:

Das Schema  $d$  dieser Tabelle läßt sich nur in  $\alpha$  und  $\beta$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C$			$B$			$C$
10 •	• 7	7 •	• 5	3 •		• 2
22 •	• 21	14 •	• 14	8 •		• 7
28 •	• 20	13 •	• 8	15 •		• 12
28 •	• 26	14 •	• 14	14 •		• 12
7 •	• 15	4 •	• 8	3 •		• 7

3) Von einer dreijährigen Königin:

Aus der Tabelle VIII:

Das Schema dieser Tabelle ist mit der Komponente  $\beta$  identisch.

4) Von einer vierjährigen Königin:

Aus der Tabelle IX:

Das Schema  $e$  dieser Tabelle läßt sich nur in  $\alpha$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C$	$B$	$C$
9 •                      • 13    5 •	• 8    4 •	• 5
25 ●                     • 22   14 ●	● 14   11 •	• 8
23 ●                     ● 28   9 °	• 12   14 ●	● 16
19 •                     • 19   11 ●	● 14   8 •	• 5
15 •                     • 11   5 •	• 3   10 ●	● 8
3 •                      • 3    1 •	• 1    2 •	• 2

5) Eigenartige Arbeiterinnen:

Aus der Tabelle X:

Das Schema  $f$  dieser Tabelle läßt sich nur in  $\beta$  nicht zerlegen, wohl aber in  $\alpha$  und  $\beta$ . Wir haben:

$A = B + C$	$B$	$C$
12 •                     • 13    3 •	• 6    2 •	• 5
19 ●                     ● 19   13 ●	● 16   8 ●	● 12
16 •                     • 15   13 •	• 3    9 ●	● 12
12 •                     ● 15   14 ●	● 10   2 •	• 5
6 •                      • 11   13 •	• 9    2 •	• 4

Aus der Tabelle XI:

Das Schema  $g$  dieser Tabelle läßt sich sowohl in zwei  $\alpha$ , wie auch in zwei  $\beta$  zerlegen; da aber die Komponente  $\beta$  speziell der Arbeiterin eigen ist (siehe Tabelle V und VIII), so führen wir hier nur die letzte Zerlegung an.

	$A = B + C$		$B$		$C$	
11 •	• 5	7 •	• 4	4 •		• 1
18 •	• 20	12 ●	● 13	6 •		• 7
24 ●	● 27	12 ●	● 13	12 ●		● 14
16 •	• 22	4 •	• 8	12 ●		● 14
13 •	• 12	3 •	• 3	10 •		• 9
10 •	• 5	2 •	• 1	8 •		• 4

Hier ist interessant, zu bemerken, daß, wenn dieses Schema sich in  $\beta$  bzw. in  $\alpha$  nicht zerlegen ließe, meine Hypothese über die Bedeutung zweier Maxima der Frequenz fallen würde, denn dieses Schema zeigt, daß die Arbeiterinnen aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln sollten.

Aus der Tabelle XII:

Das Schema  $h$  dieser Tabelle läßt sich in zwei  $\beta$  nicht zerlegen, wohl aber in  $\alpha$  und  $\beta$ .

	$A = B + C$		$B$		$C$	
5 •	• 11	3 •	• 6	2 •		• 5
21 ●	● 28	13 ●	● 16	8 ●		● 12
22 ●	• 15	13 •	• 3	9 ●		● 12
16 •	● 15	14 ●	● 10	2 •		• 5
15 •	• 13	13 •	• 9	2 •		• 4

Aus der Tabelle XIII:

Das Schema  $i$  dieser Tabelle läßt sich in  $\alpha$  und  $\beta$  zerlegen, da aber dabei ein kleiner Fehler zu beobachten ist, so ist die Anzahl der benutzten Bienen (50) für solche Messungen ungenügend.

#### b. »Echte« Drohnen.

Bei nachfolgenden Schemata werden wir zuerst die »Drohnen«-Komponente  $\gamma$  zu ihrer Zerlegung benutzen; reicht dieselbe nicht aus, so werden wir auch  $\beta$  und  $\alpha$  anwenden.

1) Von einjähriger Königin:

Aus der Tabelle XIV:

Das Schema dieser Tabelle ist mit der Komponente  $\gamma$  identisch, und zwar:

$$24 \bullet \qquad \bullet 25$$

2) Von zweijähriger Königin:

Aus der Tabelle XV:

Das Schema  $k$  dieser Tabelle läßt sich weder in zwei  $\beta$ , noch in  $\alpha$  und  $\beta$  zerlegen, wohl aber in vier  $\gamma$ , und zwar:

$A = B + C + D + E$	$B$		$C$		$D$		$E$	
8 •	• 11	5 •	• 6	2 •	• 4	1 •	• 1	•
12 •	• 17	6 •	• 8	4 •	• 5	2 •	• 3	• 1
18 •	• 16	4 •	• 5	6 •	• 6	5 •	• 4	3 •
15 •	• 19	1 •	• 3	4 •	• 5	7 •	• 6	4 •
18 •	• 13	1 •	• 1	3 •	• 2	6 •	• 4	8 •
5 •	• 3	•	•	•	•	2 •	• 1	2 •

Aus der Tabelle XVI:

Das Schema dieser Tabelle läßt sich auch nur in vier  $\gamma$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C + D + E$	$B$		$C$		$D$		$E$	
8 •	• 11	4 •	• 5	3 •	• 4	1 •	• 2	•
16 •	• 15	6 •	• 6	5 •	• 5	4 •	• 3	1 •
19 •	• 11	5 •	• 2	7 •	• 6	5 •	• 3	2 •
9 •	• 13	•	•	1 •	• 4	6 •	• 6	3 •
11 •	• 12	•	•	1 •	• 2	4 •	• 4	6 •
4 •	• 3	•	•	•	•	1 •	• 1	3 •

Aus der Tabelle XVII:

Das Schema  $l$  dieser Tabelle läßt sich in  $\beta$  nicht zerlegen, wohl aber in drei  $\gamma$ . Die letzte Zerlegung wird hier dargestellt:

$A = B + C + D$	$B$	$C$	$D$
14 •      • 8   12 •	• 7   2 •	• 1   •	•
17 ● ..... ● 20   14 ●	• 16   3 •	• 4   •	•
12 •      • 18   7 •	• 10   4 •	• 7   1 •	• 1
27 ●      • 13   5 •	• 2   18 ●	● 9   4 •	• 2
16 •      • 14   2 •	• 1   8 •	• 6   6 •	• 7
11 •      ● 16   1 •	• 1   2 •	• 4   8 ● ..... ● 11	
7 •      • 7   •	•   1 •	• 1   6 •	• 6

Aus der Tabelle XVIII:

Das Schema  $l$ , dieser Tabelle läßt sich in vier  $\gamma$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C + D + E$	$B$	$C$	$D$	$E$
10 •      • 17   7 •	• 7   2 •	• 5   1 •	• 2   •	• 3?
21 ● ..... ● 16   9 ●	• 8   6 •	• 6   5 •	• 2   •	•
17 •      ● 22   4 •	• 5   7 ● ..... ● 9	6 •	• 7   •	• 1
20 ●      • 14   3 •	• 1   6 •	• 4   9 ●	● 8   2 •	• 1
9 •      • 10   1 •	• 1   2 •	• 2   5 •	• 5   1 •	• 2
11 •      • 11   1 •	• 1   1 •	• 1   4 •	• 4   5 •	• 5
10 •      ● 17   •	• 1   •	• 1   2 •	• 3   8 ● ..... ● 12	
11 •      • 4   1 •	•   1 •	•   2 •	•   7 •	• 4

Diese Zerlegung hat einen Fehler im Schema  $E$  (3?) und außerdem zu ausgedehnte Reihen nach unten vom Maximum der Frequenz bei Schemata  $B$  und  $C$ . Dieser Umstand läßt vermuten, daß wir es hier mit viel komplizierterer Mischung zu tun haben, als wir angenommen haben, und in der Tat zeigt die Tabelle XVIII außer den fettgedruckten Maxima noch einige, welche wir wegen ihrer unbedeutenden Größe zuerst außer acht gelassen haben (z. B. auf dem linken Flügel 17 bei  $n = 18$ , auf dem rechten Flügel 11 bei  $n = 23$  und 11 bei  $n = 25$ ). Höchstwahrscheinlich hat der Bienenzüchter der landwirtschaftlichen Schule in Plewno darauf nicht geachtet, die verlangten Drohnen von einem und demselben Bienenstock zu sammeln, und so stammen sie von Königinnen von verschiedenem Alter ab.

### 3) Von dreijähriger Königin:

Aus der Tabelle XIX:

Das Schema  $m$  dieser Tabelle läßt sich sowohl in zwei  $\alpha$ , wie auch in  $\alpha$  und  $\gamma$  zerlegen. Uns interessiert die Zerlegung in  $\gamma$ , welche aus folgendem zu ersehen ist:

$A = B + C + D$	$B$	$C$	$D$
7 •            • 9    4 •	• 6    3 •	• 3    •	•
20 ●           • 12   10 ●	● 8    8 •	• 4    1 •	•
19 •           ● 29   8 •	• 7    9 ●	● 19   2 •	• 3
18 •           • 17   4 •	• 3    7 •	• 8    7 •	• 6
15 •           ● 18   1 •	• 2    5 •	• 6    9 ●	● 10
9 •            • 7    •	•    2 •	• 2    7 •	• 5

Aus der Tabelle XX:

Das Schema  $n$  dieser Tabelle ist identisch mit derjenigen der Königin (siehe Tabelle II); da jedoch, wie angenommen wird, die Drohnen aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln, werden wir versuchen, das Schema  $n$  in  $\gamma$  zu zerlegen; dabei sei bemerkt, daß die Zerlegung in zwei  $\beta$ , oder in  $\beta$  und  $\gamma$  nicht gelingt. Wir erhalten:

$A = B + C$		$B$		$C$	
1 •	• 3	1 •	• 2	•	• 1
12 •	• 6	8 •	• 4	4 •	• 2
28 ●	● 27	18 ●	● 19	10 •	• 8
19 •	• 18	7 •	• 8	12 •	• 10
20 ●	● 20	5 •	• 6	15 ●	● 14
10 •	• 11	3 •	• 3	7 •	• 8
5 •	• 5	2 •	• 2	3 •	• 3

Aus der Tabelle XXI:

Das Schema  $n$  dieser Tabelle kann weder in zwei  $\beta$  noch in  $\beta$  und  $\gamma$  zerlegt werden, wohl aber in zwei  $\gamma$ :

$A = B + C$		$B$		$C$	
23 •	• 14	18 •	• 13	5 •	• 1
24 ●	● 19	19 ●	● 16	5 •	• 3
13 •	• 15	6 •	• 10	7 •	• 5
13 ●	● 18	3 •	• 8	10 ●	● 10
7 •	• 4	1 •	• 1	6 •	• 3

4) Von vierjähriger Königin:

Aus der Tabelle XXII:

Das Schema  $o$  dieser Tabelle ist die Komponente  $\gamma$  selbst:

$$21 \bullet \dots \bullet 25$$

Aus der Tabelle XXIII:

Das Schema  $p$  dieser Tabelle stammt nicht von vierjähriger, sondern von »sehr alter« Königin ab. Dasselbe kann zerlegt werden sowohl in  $\beta$  und  $\gamma$ , wie in zwei  $\gamma$ , und zwar haben wir bei der Zerlegung in  $\gamma$ :

$A = B + C$			$B$			$C$
8 •	• 7	7 •	• 3	1 •		• 4
11 •	• 20	9 •	• 9	2 •		• 11
24 •	• 21	7 •	• 6	17 •		• 15
17 •	• 18	5 •	• 5	12 •		• 13
16 •	• 14	5 •	• 4	11 •		• 10

c. »Falsche« Drohnen.

1) Von einer nicht copulierten Königin:

Aus der Tabelle XXIV:

Das Schema  $q$  dieser Tabelle läßt sich in zwei  $\gamma$  zerlegen, wie folgt:

$A = B + C$			$B$			$C$
13 •	• 10	11 •	• 7	2 •		• 3
15 •	• 20	12 •	• 12	3 •		• 8
22 •	• 21	9 •	• 8	13 •		• 13
19 •	• 18	8 •	• 7	11 •		• 11

2) Von einer Arbeiterin:

Aus der Tabelle XXV:

Das Schema  $r$  dieser Tabelle kann man in zwei  $\gamma$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C$			$B$			$C$
16 •	• 17	12 •	• 15	4 •		• 2
28 •	• 25	20 •	• 20	8 •		• 5
15 •	• 30	5 •	• 17	10 •		• 13
12 •	• 12	4 •	• 8	8 •		• 4

Aus der Tabelle XXVI:

Das Schema  $r$  dieser Tabelle läßt sich in zwei  $\gamma$  zerlegen, da jedoch

das Material nicht zahlreich genug ist (70 Exemplare), so ist eine kleine Unregelmäßigkeit auf dem linken Flügel zu beobachten:

$A = B + C$		$B$		$C$	
7 •	• 10	4 •	• 7	3 •	• 3
17 •	• 10	10 •	• 8	7 •	• 22
12 •	• 14	3 •	• 5	9 •	• 9
8 •	• 12	2 •	• 4	6 •	• 8

#### d. Eigenartige Drohnen.

Aus der Tabelle XXVII:

Dieses Schema läßt sich in zwei  $\gamma$  zerlegen:

$A = B + C$		$B$		$C$	
11 •	• 11	8 •	• 8	3 •	• 3
23 •	• 13	17 •	• 9	6 •	• 4
13 •	• 20	4 •	• 7	9 •	• 13
7 •	• 8	2 •	• 4	5 •	• 4

Aus der Tabelle XXVIII:

Das Schema  $t$  dieser Tabelle läßt sich sowohl in  $\beta$  und  $\gamma$ , wie auch in drei  $\gamma$  zerlegen. Die letztere Zerlegung für beide Kolonien ist aus folgendem zu erschen:

Nr. 1.

$A = B + C + D$		$B$		$C$		$D$	
10 •	• 13	6 •	• 8	3 •	• 4	1 •	• 1
23 •	• 14	12 •	• 9	8 •	• 5	3 •	•
24 •	• 19	8 •	• 7	10 •	• 10	6 •	• 2
13 •	• 15	1 •	• 3	5 •	• 7	7 •	• 5
13 •	• 18	1 •	• 2	3 •	• 6	9 •	• 10
7 •	• 4	•	•	2 •	• 1	5 •	• 3

Nr. 2.

$A + = BC + D$		$B$	$C$	$D$
8 •	• 13	5 •	• 8 2 •	• 4 1 •
22 •	• 22	10 •	• 11 8 •	• 8 4 •
29 •	• 23	9 •	• 7 12 •	• 10 8 •
17 •	• 21	3 •	• 5 5 •	• 8 9 •
18 •	• 12	2 •	• 1 4 •	• 2 12 •
7 •	• 7	•	• 1 •	• 1 6 •

Aus der Tabelle XXIX:

Das Schema  $u$  dieser Tabelle läßt sich in zwei  $\gamma$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C$	$B$	$C$
8 •	• 12 7 •	• 11 1 •
14 •	• 18 12 •	• 16 2 •
15 •	• 16 10 •	• 13 5 •
18 •	• 14 8 •	• 7 10 •
20 •	• 22 6 •	• 6 14 •
10 •	• 8 2 •	• 1 8 •

Aus der Tabelle XXX:

Das Schema  $v$  dieser Tabelle läßt sich in zwei  $\gamma$  zerlegen, und zwar:

$A = B + C$	$B$	$C$
17 •	• 17 8 •	• 9 9 •
21 •	• 23 10 •	• 12 11 •
25 •	• 22 8 •	• 9 17 •
17 •	• 10 5 •	• 3 12 •

Aus der Tabelle XXXI:

Diese Tabelle hat mehrere Maxima der Frequenz, welche außerdem voneinander weit entfernt sind. Dieser Umstand läßt vermuten, daß wir es hier mit Drohnen zu tun haben, welche von verschiedenen Bienenstöcken gesammelt wurden. Auf meine Anfrage antwortete mir Herr G. KOSCHEWNIKOW, daß es wirklich der Fall ist.

Trotzdem, daß solche Drohnen für unsern Zweck (die Lösung der Frage über die Parthenogenese) ohne Nutzen sind, führe ich hier die Zerlegung des Schemas *w* an:

$A = B + C + D + E$	$B$	$C$	$D$	$E$
12 •      • 13   9 •	• 10   3 •	• 3   •	•   •	•   •
25 ●      ● 22   15 ●	● 15   9 •	• 7   1 •	•   •	•   •
20 •      • 16   8 •	• 7   11 •	• 8   1 •	• 1   •	•   •
16 •      ● 17   2 •	• 3   12 ●	● 12   2 •	• 2   •	•   •
5 •      • 11   1 •	• 2   3 •	• 8   1 •	• 1   •	•   •
3 •      • 4   •	•   1 •	• 3   2 •	• 1   •	•   •
6 ●      • 1   •	•   •	•   4 ●	● 1?   2 •	•   •
1 •      ● 4   •	•   •	•   1 •	•   ? ●	● 4
2 •      • 3   •	•   •	•   •	•   2 •	• 3

Daraus ist ersichtlich, daß diese Mischung am meisten Drohnen der Kategorie *B* und *C* hat. Ihre Anzahl bei der Kategorie *D* und *E* ist so gering, daß es nicht möglich ist, das Maximum der Frequenz bei Komponenten zu bestimmen. Dieses Material, welches allen möglichen Königinnen entstammt, benutzte G. KOSCHEWNIKOW (23) bei seiner Kritik gegen meine Untersuchungen.

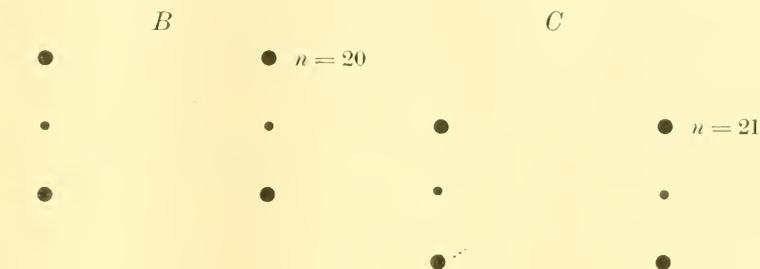
#### e. Die Verallgemeinerung der Resultate dieses Abschnittes.

Wir haben gesehen, daß sowohl die Schemata für die Arbeiterinnen, wie auch diejenigen für die Drohnen in Komponenten zerlegt werden können. Für die Drohnen haben wir, weil wir annahmen, daß dieselben

nur aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln, die Komponenten der Ordnung  $\gamma$  benutzt, während wir  $\beta$  für die Arbeiterinnen, welche nach der Theorie von DZIERZON aus befruchteten Eiern entstehen, die Komponenten der Ordnung  $\alpha$  bzw.  $\beta$  angenommen haben.

Diese Komponenten, welche polymorphen Formen analog sind, unterscheiden sich nicht nur nach ihrer Form ( $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$ ), sondern auch durch die Lage ihrer Frequenzmaxima gegenüber der Hakenanzahl ( $n$ ). Wir werden deshalb  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  mit einer Zahl versehen, um sie voneinander unterscheiden zu können, welche die Lage des ersten Maximums der Komponente gegenüber der Größe  $n$  fixiert.

So z. B. haben wir für die Arbeiterinnen von einjähriger Königin (Tabelle III) die Komponenten:



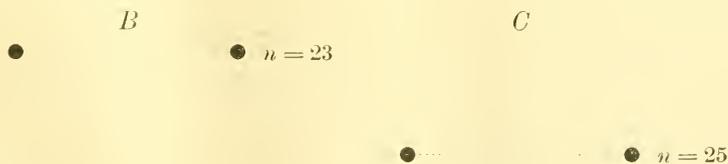
welche folglich als  $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$  bezeichnet werden.

Für die Arbeiterinnen von dreijähriger Königin (Tabelle VIII) haben wir die Komponente:



welche wir als  $\beta_{21}$  bezeichnen werden.

Für die Drohnen von dreijähriger Königin (Tabelle XXI) haben wir die Komponenten:



welche wir als  $\gamma_{23}$  und  $\gamma_{25}$  bezeichnen werden usw.

Überblicken wir alle Schemata für Arbeiterinnen und Drohnen, welche von ein-, zwei-, drei- und vierjähriger Königin abstammen,

und welche in Komponenten zerlegt worden sind, so finden wir zwischen diesen Komponenten eine gewisse Regelmäßigkeit, und zwar:

### Arbeiterinnen.

Alter der Königin	Tabelle	Komponenten					
		$\alpha_{20}$	$\alpha_{21}$	$\alpha_{22}$	$\alpha_{23}$	$\beta_{20}$	$\beta_{21}$
1 jährig	III	$\alpha_{20}$	$\alpha_{21}$	—	—	—	—
» »	IV	—	—	$\alpha_{22}$	$\alpha_{23}$	—	—
2 jährig	VI	$\alpha_{20}$	—	—	—	—	$\beta_{21}$
» »	VII	$\alpha_{20}$	—	—	—	—	$\beta_{21}$
» »	V	—	—	—	—	$\beta_{20}$	—
3 jährig	VIII	—	—	—	—	—	$\beta_{21}$
4 jährig	IX	$\alpha_{20}$	$\alpha_{21}$	—	—	—	—

Wenn wir zuerst die Form der Komponenten in Betracht ziehen, ohne auf ihre Indexe acht zu geben, erhalten wir ohne Wiederholung derselben Komponenten bei Arbeiterinnen von der Königin eines und desselben Alters:

Alter der Königin	Komponenten	Alter der Königin	Komponenten
1 jährig	$\alpha + \alpha$	3 jährig	$\beta$
2 jährig	$\alpha + \beta$	4 jährig	$\alpha + \alpha$
» »	$\beta$		

Daraus ist ersichtlich, daß die Komponenten der Arbeiterschemata mit dem steigenden Alter der Königin einfacher und einfacher werden; bei den Arbeiterinnen von vierjährigen Königinnen sind die Komponenten dieselben, wie bei denjenigen von einjähriger Königin.

Hier ist wichtig, zu bemerken, daß die Komponenten der Arbeiterinnen von einjähriger und vierjähriger Königin nicht nur ihrer Form, sondern auch ihren Indexen nach unter sich identisch sind, und zwar sind dieselben  $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$ , wenn dieselben von einer und derselben Rasse sind (die Arbeiterinnen der Tabelle IV stammen von einer Italienerin ab).

### »Echte« Drogen.

Alter der Königin	Tabelle	Komponenten					
		$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	$\gamma_{24}$	$\gamma_{25}$
1 jährig	XIV	—	—	$\gamma_{22}$	—	—	—
2 jährig	XVII	—	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	—	—
» »	XV	$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	—	—
» »	XVI	—	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	$\gamma_{24}$	—
3 jährig	XIX	—	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	—	$\gamma_{24}$	—
» »	XXI	—	—	—	$\gamma_{23}$	—	$\gamma_{25}$
» »	XX	—	$\gamma_{21}$	—	$\gamma_{23}$	—	—
4 jährig	XXII	—	—	$\gamma_{22}$	—	—	—

Ohne auf Indexe acht zu geben, erhalten wir folgende Komponenten ihrer Form nach:

Alter der Königin	Komponenten
1jährig	$\gamma$
2jährig	$\gamma + \gamma + \gamma$
» »	$\gamma + \gamma + \gamma + \gamma$
» »	$\gamma + \gamma + \gamma + \gamma$
3jährig	$\gamma + \gamma + \gamma$
» »	$\gamma + \gamma$
» »	$\gamma + \gamma$
4jährig	$\gamma$

d. h. die Komponenten der Drohnenschemata werden mit dem Alter der Königin komplizierter bis Ende des zweiten Lebensjahres, um von dort an wieder einfacher zu werden, bis schließlich die Komponente der Drohnen von vierjähriger Königin dieselbe wird, wie diejenige von einjähriger Königin.

Dabei sei bemerkt, daß (wie bei Arbeiterinnen) die Komponenten der Drohnen von einjähriger und vierjähriger Königin nicht nur nach ihrer Form, sondern auch nach ihren Indexen unter sich identisch sind, und zwar sind dieselben  $\gamma_{22}$ .

»Falsche« Drohnen.

Ursprung	Tabelle	Komponenten			
		$\gamma_{18}$	$\gamma_{19}$	$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$
Von einer nicht copulierten Königin . . . . .	XXIV	$\gamma_{18}$	$\gamma_{19}$	—	—
Von einer Arbeiterin . . . .	XXV	—	—	$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$
Von einer Arbeiterin . . . .	XXVI	—	—	$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$

Daraus ist ersichtlich, daß die Drohnen von einer nicht copulierten Königin und von einer Arbeiterin nicht identisch sind.

BUTTEL-REEPEN (10) hat mir vorgeworfen, als ich die erste Abhandlung über die Parthenogenese der Bienen veröffentlichte (2), daß ich bei meinen Untersuchungen das Material von DICKEL benutzte (Tabelle XXVI), welches zweifelhafte Bedeutung haben sollte. Jetzt, wo ich dasselbe Material auch von D. JOTZEW, Inspektor im Ackerbauministerium in Sophia, habe (Tabelle XXV), ist dieser Verdacht hinfällig.

Daß diese beiden Formen von »falschen« Drohnen voneinander verschieden sind, beweisen die Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH (30, 31), welcher folgendes festgestellt hat:

1) Die Anzahl der Chromosomen in einem Ei, welches von der nicht copulierten Königin abstammt, beträgt 16, und in einem Ei, welches von einer Arbeiterin abgelegt wird, 32.

2) Das schließliche Schicksal der Richtungskörperchen in Eiern beider Kategorien ist nicht dasselbe: im Königinei beginnt das Körperchen, welches mittels der Vereinigung der Hälfte des ersten Richtungskörperchens mit dem zweiten sich bildet, sich zu teilen, während im Arbeiterinei anderes beobachtet wird: das Richtungskörperchen, welches sich infolge der oben erwähnten Vereinigung gebildet hat, geht zugrunde.

Diese Drohnen unterscheiden sich voneinander nicht nur in embryonaler, sondern auch in morphologischer Beziehung, wie es aus der Abhandlung von DICKEL zu ersehen ist (15). Er beschreibt diesen Unterschied wie folgt:

»Die Schienen des dritten Fußpaares normaler Drohnen und Mutterbienen sind an gleicher Stelle gewölbt-rund und bei den Drohnen fast unbehaart, wo sie bei Arbeitern hohl-rund und am Rande der Rundung auffallend behaart sind (sog. Körbchen). Unter den falschen Drohnen habe ich stets nur einen geringeren Prozentsatz solcher gefunden, die hierin normalen Drohnen genau gleichen. Bei einem Teil war die Stelle flach, bei andern etwas und wieder andern bemerkenswert vertieft; bei verschiedenen Exemplaren nahezu wie bei Arbeitsbienen. Auch bez. der umgebenden Behaarung an dieser Stelle habe ich mehr oder weniger Abweichungen nach dem Typus der Arbeiter hin vorgefunden.«

Es ist deshalb interessant, zu vergleichen, ob die Schemata bzw. die Komponenten der Drohnen, welche von einer Arbeiterin abstammen, denjenigen der Arbeiterinnen ähnlich sind. Und in der Tat:

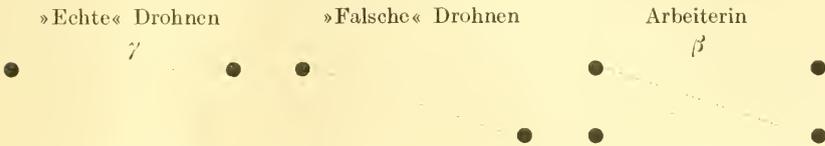
1) Wir haben bei Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen, nur zwei Komponenten ( $\gamma_{20}$  und  $\gamma_{21}$ ). Nur diese zwei Komponenten haben wir nirgends bei »echten« Drohnen, wohl aber bei Arbeiterinnen, wie z. B. von einjähriger Königin ( $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$ ) und vierjähriger Königin ( $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$ ).

2) Während das Schema bei »echten« Drohnen, welche nur je ein Maximum der Frequenz auf beiden Flügeln aufweisen, durch ● ● dargestellt wird, haben die Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen, das Schema

●

●

welches dem einfachsten Arbeiterinschema  $\beta$  näher steht, als das Drohnenschema  $\gamma$ , vielmehr bildet unser Schema einen Übergang von  $\gamma$  zu  $\beta$ , wie die folgende Zusammenstellung es veranschaulicht:



**5. Polymorphe Bienenformen und die vermutliche Ursache ihres Entstehens nach der Theorie von Dzierzon.**

Wir haben gesehen, daß die Schemata von Drohnen und Arbeiterinnen von ein-, zwei-, drei- und vierjährigen Königinnen sich in Komponenten  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  zerlegen lassen, welche ihrerseits weiter nicht zerlegbar sind. Wir können somit diese Komponenten mit Recht als polymorphe Formen bezeichnen.

Um die Anzahl der bis jetzt bekannten polymorphen Formen zu bestimmen, werden wir die Komponenten auch von andern Drohnen und Arbeiterinnen, welche im Abschnitte 5) nicht angeführt sind, hier in Betracht ziehen.

**Die übrigen Drohnen.**

Tabelle	Komponenten						
	$\gamma_{19}$	$\gamma_{20}$	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	$\gamma_{24}$	$\gamma_{25}$
XXVII	—	—	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	—	—	—
XXVIII(Nr. 1)	—	—	—	$\gamma_{22}$	$\gamma_{23}$	—	$\gamma_{25}$
XXVIII(Nr. 2)	—	—	$\gamma_{21}$	$\gamma_{22}$	—	$\gamma_{24}$	—
XXIX	—	$\gamma_{20}$	—	—	$\gamma_{23}$	—	—
XXX	$\gamma_{19}$	$\gamma_{20}$	—	—	—	—	—

**Die übrigen Arbeiterinnen.**

Tabelle	Komponenten				
	$\alpha_{20}$	$\alpha_{21}$	$\beta_{19}$	$\beta_{20}$	$\beta_{21}$
X	—	$\alpha_{21}$	—	—	$\beta_{21}$
XI	—	—	$\beta_{19}$	$\beta_{20}$	—
XII	$\alpha_{20}$	—	—	$\beta_{20}$	—

Somit haben wir folgende polymorphe Bienenformen:

Drohnen:  $\gamma_{18}$ ,  $\gamma_{19}$ ,  $\gamma_{20}$ ,  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$ ,  $\gamma_{24}$ ,  $\gamma_{25}$ .

Arbeiterinnen:  $\alpha_{20}$ ,  $\alpha_{21}$ ,  $\alpha_{22}$ ,  $\alpha_{23}$ ,  $\beta_{19}$ ,  $\beta_{20}$ ,  $\beta_{21}$ .

Königin:  $\alpha_{15}^1$ .

<sup>1</sup> Das Schema für die Königin ( $\sigma$ ) kann man in  $\beta$  nicht zerlegen, wohl aber in  $\gamma$ , da aber die Komponenten  $\gamma$  nur den parthenogenetischen Charakter tragen,

Von diesen Formen werden unter bulgarischer Bienenrasse nicht getroffen:  $\beta_{19}$ ,  $\gamma_{19}$  (mittelrussische Rasse) und  $\alpha_{22}$  und  $\alpha_{23}$  (Italien).

Dabei sei bemerkt, daß gewisse Formen, welche hier angeführt sind, nicht unbedingt nur einer Rasse angehören, sondern sie kommen auch bei andern Rassen vor, z. B.: die Königin von Krain (Tabelle VII) erzeugte in Bulgarien Arbeiterinnen, welche sonst in Bulgarien getroffen werden, und zwar von der Form  $\sigma_{20} + \beta_{21}$ ; die deutschen (Darmstadt) Drohnenformen  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$  (Tabelle XXVII) kommen auch in Bulgarien und in Rußland (Tabelle XXIX) vor usw. Es scheint aber, daß gewisse Formen nur einer Rasse eigen sind, z. B.: die polymorphe Form  $\gamma_{19}$  ist bis jetzt nur in der mittelrussischen Rasse (Tabelle XXX) gefunden worden; dasselbe bezieht sich auf  $\beta_{19}$  (Tabelle XI).

Wir haben folglich in Bulgarien unter einheimischen Bienen außer der Königin ( $\alpha_{18}$ ) noch folgende polymorphe Formen:  $\sigma_{20}$ ,  $\alpha_{21}$ ,  $\beta_{20}$ ,  $\beta_{21}$ ,  $\gamma_{20}$ ,  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$ ,  $\gamma_{24}$ , d. h. vier Arbeiter- und fünf Drohnenformen.

Die maximale Anzahl der polymorphen Formen in einem und demselben Bienenstock beträgt für die Arbeiterinnen zwei und für die Drohnen vier, ohne Unterschied der bis jetzt untersuchten Rassen.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der Entstehungsursache der polymorphen Formen bei Bienen.

Die Erklärung dieser Formen in einem und demselben Bienenstock unter den meteorologischen Elementen zu suchen, muß verworfen werden, da diese Elemente bei einer und derselben Zucht dieselben bleiben.

Es bleiben uns somit zwei Ursachen zur Erklärung dieser Erscheinung: entweder rufen die Arbeiterbienen selbst diese Formen hervor, oder diese Ursache liegt in der Funktion des Königinorganismus.

Über die Beteiligung der Arbeiterinnen in dem Hervorrufen nicht nur der polymorphen Formen, sondern sogar verschiedener Stasen (z. B. die Ausbrütung von Königinnen aus Arbeiterlarven usw.) kann man in der Bienenliteratur zahlreiche Angaben finden; besonders sind solche Versuche von F. DICHEL veröffentlicht worden. Da aber verschiedene Forscher (KOSCHEWNIKOW, v. BUTTEL-REEPEN usw.) entweder an solche Versuche nicht glauben oder dieselben anders erklären, so fand ich für notwendig, solche Versuche seitens F. DICHEL selbst zu prüfen, und zwar nach der statistisch-analytischen Methode. Ich erhielt von F. DICHEL aus Darmstadt Drohnen, welche von einer und derselben Königin abstammten, aber in zwei Bienenstöcken erzogen sind sie deshalb nicht zulässig. Daraus folgt, daß das Königin-schema nicht zerlegbar und folglich mit der Komponente  $\alpha_{18}$  identisch ist.

wurden. Im Bienenstock Nr. 1 war eine Königin mit der entsprechenden Brut und im Bienenstock Nr. 2 keine Königin vorhanden und keine anderweite Brut als nur eine mit Eiern ( $1\frac{1}{2}$  Tage alt) besetzte Drohnenei aus dem Bienenstock Nr. 1. Offenbar wollte DICKEL wissen, ob die Arbeiterbienen im Bienenstock Nr. 2 aus den Drohneneiern wenn nicht eine Königin, so vielleicht Arbeiterinnen erziehen können. Das Resultat war negativ: aus diesen Drohneneiern wurden wiederum Drohnen erzogen.

Nach der statistisch-analytischen Methode untersucht, ergaben diese Drohnen (112 Exemplare) abweichende Resultate von denen, welche (99 Exemplare) im Bienenstock Nr. 1 erzogen wurden (vgl. Tabelle XXVIII). Die Schemata der Kolonien Nr. 1 und Nr. 2 sind einander umgekehrt symmetrisch. Die Zerlegung dieser Schemata in  $\gamma$  ist ersichtlich aus der Darstellung im Abschnitte 4 (d. Tabelle XXVIII). Diese Zerlegung ergibt folgende polymorphe Drohnenformen:

Die Kolonie Nr. 1:  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$ ,  $\gamma_{25}$ .

Die Kolonie Nr. 2:  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{24}$ .

D. h. die Form  $\gamma_{22}$  ist beiden Kolonien gemeinschaftlich, während die Formen  $\gamma_{23}$  und  $\gamma_{25}$  die Kolonie Nr. 1 und die Formen  $\gamma_{21}$  und  $\gamma_{24}$  die Kolonie Nr. 2 besitzt.

Dieses Material zeigt, daß die Arbeiterinnen wirklich polymorphe Formen erzeugen können. Ob sie es durch die »Bespeichelung« (wie F. DICKEL sagt) oder durch die verschiedenartige Nahrung bewirken, kann man momentan mit Sicherheit nicht sagen.

Leider sandte F. DICKEL mir kein Vergleichsmaterial für die Arbeiterinnen, welche sich in Drohnenzellen entwickelt haben (Tabelle X) und für die Drohnen, welche ihre Entwicklung in Arbeiterzellen durchgemacht haben (Tabelle XXVII). Da aber diese Arbeiterinnen bzw. Drohnen ganz andre Komponenten für ihre Schemata haben als die bis jetzt untersuchten andern Schemata, so ist zu vermuten, daß auch in diesen Fällen die Entstehung der polymorphen Formen den Arbeiterinnen zu verdanken ist.

Aus dem oben angeführten Beispiel mit Drohnen aus zwei Kolonien ist ersichtlich, daß die Arbeiterbienen, welche ohne Königin geblieben waren, sozusagen genötigt waren, polymorphe Formen zu erzeugen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sie auch in der Anwesenheit der Königin solche erzeugen können und sogar müssen.

Wie wir gesehen haben, sind in einem und demselben Bienenstock gewöhnlich zwei polymorphe Formen von Arbeiterinnen vorhanden.

Wenn es nachgewiesen wäre, daß die Arbeiterinnen in einem Bienenstock differenzierte Funktionen erfüllen, z. B. einige derselben die Nahrung nach Hause tragen und die andern die Zucht der neuen Generation besorgen, dann wäre das Entstehen beider polymorpher Arbeiterformen durch die Behandlung seitens der Arbeiterinnen für uns klar.

Wenn wir die zweite mögliche Ursache prüfen, nämlich, daß die Entstehung von polymorphen Formen der Königin selbst zuzuschreiben sei, so kommen wir auch hier zum Schlusse, daß es wirklich der Fall ist.

Wir haben oben gesehen, daß die Anzahl der polymorphen Formen mit dem Alter der Königin in einem nahen Zusammenhange steht, und zwar:

Alter der Königin	Drohnenformen	Arbeiterformen
1 jährige	$\gamma^{22}$	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$
2 jährige	$\gamma + \gamma + \gamma$	$\alpha + \beta$
» »	$\gamma + \gamma + \gamma + \gamma$	$\beta$
3 jährige	$\gamma + \gamma + \gamma$	$\beta$
» »	$\gamma + \gamma$	—
4 jährige	$\gamma^{22}$	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$

Hier sind die Indexe bei diesen Formen der Klarheit wegen ausgelassen.

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß die Anfangs- und Endformen für Drohnen bzw. Arbeiterinnen dieselben sind. Außerdem nimmt die Anzahl der Formen mit dem Alter der Königin für Drohnen zuerst zu und dann ab und für die Arbeiterinnen zuerst ab und dann zu.

Bereits dieser Umstand deutet darauf hin, daß der Anteil der Königin bezüglich des Entstehens  $\frac{1}{3}$  der  $\frac{2}{3}$  polymorphen Formen vorhanden ist.

Wie die Königin polymorphe Formen erzeugen kann, ist vorläufig nicht bestimmt zu sagen. Es ist aber nicht uninteressant, hier die Kreuzungsversuche von verschiedenen Rassen von *Bombyx mori*, welche SCHMUIDSINOWITSCH (35) seinerzeit unternahm, zu erwähnen.

Er kreuzte ein ♂ der weißen Brussaichen Rasse nacheinander mit zwei ♀ ♀ der Rasse Schantung, und erhielt von der ersten Kreuzung eine Generation, welche der Kokonfärbung und ihrer Größe nach den Einfluß des Vaters zeigte, während die Generation von der zweiten Kreuzung den Einfluß der Mutter aufwies. Bei andern Kreuzungen zwischen 23 verschiedenen Rassen erhielt er bei der Copulierung eines ♂ mit einem ♀ im Resultate, daß das ♂ seine Eigenschaften auf die Nachkommenschaft mehr überträgt als das ♀. Er sagt im Anfange seiner Abhandlung: »Gestützt auf unsre Kenntnisse des Organismus

von *Bombyx mori* haben wir das Recht, anzunehmen, daß die zuerst abgelegten Eier, welche am frühesten sich entwickelt haben, eine mehr der Mutter ähnliche Generation ergeben werden; während die Eier, welche später gebildet werden und folglich weniger Nahrungs- und plastische Stoffe zu ihrer Verfügung haben, mehr dem Einflusse der Spermatozoiden unterworfen sind und folglich eine Generation ergeben, welche mehr dem Vater ähnlich sein wird. Dies wäre dann möglich, wenn alle Spermatozoiden einen und denselben Entwicklungsgrad besitzen; man darf aber nicht vergessen, daß auch nicht alle Spermatozoide dieselben Qualitäten, dasselbe Alter, den gleichen Entwicklungsgrad und dieselbe Stärke haben. Auf diese Weise kann bei der Befruchtung verschiedener Eier durch verschiedene Spermatozoiden eine ganze Reihe verschiedenster Kombinationen entstehen, was an der Nachkommenschaft unzweifelhaft sich äußern wird« (S. 15).

In unserm Falle haben wir etwas ähnliches bei den Arbeiterformen, welche aus befruchteten Eiern sich entwickeln.

Eine einjährige Königin ergibt für die Arbeiterinnen die polymorphen Formen  $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$ , d. h. solche, welche nach dem Königintypus gebaut sind, offenbar deshalb, weil die Eier einer kräftigen Königin entstammen, weshalb dieselben die Eigenschaften der Mutter beibehalten. Die polymorphen Formen der zweijährigen Königin sind  $\alpha$  und  $\beta$ , d. h. hier wird die Eigenschaft der Mutter nur bei der Form  $\alpha$  ausgeprägt, während die Form  $\beta$  sich von der Mutter entfernt. Man darf zulassen, daß in diesem Alter die Königineier »schwächer« geworden sind, weshalb bei einem Teil der Eier die Königineigenschaften durch Spermatozoiden neutralisiert werden. Diese »Neutralisierung« findet vollkommen statt am Ende des zweijährigen Alters der Königin und während des dritten Jahres, da dann nur eine polymorphe Form  $\beta$  entsteht. Die vierjährige Königin erzeugt wieder die Formen  $\alpha_{20}$  und  $\alpha_{21}$  was darauf hindeutet, daß, obwohl der Königinorganismus schwach geworden ist, um »kräftige« bzw. »halbkräftige« Eier zu reproduzieren, die Spermatozoiden viel schneller unfähig wurden, ihren Einfluß auf die Nachkommenschaft auszuüben.

Folgende Tabelle (s. S. 60) veranschaulicht diesen Vorgang:

Da die Drohnen aus unbefruchteten Eiern entstehen, so können die polymorphen Drohnenformen nur durch das Ei allein (ohne die Beteiligung der Spermatozoiden) erzeugt werden.

Wie wir bei der Erklärung des Entstehens von polymorphen Arbeiterformen gesehen haben, mußten wir zulassen, daß nicht alle Eier

Alter der Königin in Jahren	Arbeiterformen	Vermutlicher Zustand der Eier und der Spermatozoiden
1	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$	Die Lebensfähigkeit der Eier übertrifft vielmals die der Spermatozoiden.
2	$\alpha + \beta$	Ein Teil der Eier behält fast die frühere Lebensfähigkeit und der andre hat dieselbe der Spermatozoiden. (Die Lebensfähigkeit der letzteren wurde selbstverständlich schwächer als im Anfang.)
3	$\beta$	Die Lebensfähigkeit aller Eier ist derjenigen der Spermatozoiden gleich.
3 $\frac{1}{2}$ ?	$\alpha + \beta$	Dieser Fall ist noch nicht beobachtet worden, aber er muß vorhanden sein. Die Lebensfähigkeit der Eier ist bei einem Teil geschwächt und bei dem andern noch mehr geschwächt, und zwar so, daß dieselbe der Lebensfähigkeit der schwachen Spermatozoiden gleich ist.
4	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$	Die Lebensfähigkeit der Spermatozoiden ist so schwach geworden, daß dieselben nur imstande sind, die schwachen Eier zu befruchten, nicht aber auf dieselben ihre Eigenschaften zu übertragen.

mit dem steigenden Alter der Königin gleich schwach werden; dies aber ist der Fall, wenn die Königin zu alt ist. Gestützt darauf, können wir folgende Erklärung für die polymorphen Drohnenformen geben.

**Einjährige Königin.** Die Lebensfähigkeit der Eier ist so stark, daß zwischen ihnen kein nennenswerter Unterschied existiert, vielmehr verursacht dieser Unterschied nur Veränderungen der daraus entstehenden Drohnen von der Art, wie dieselben bezüglich der Variation der Hakenanzahl z. B. in Tabelle XIV angeführt sind. Es entsteht nur die einzige Form  $\gamma$ .

**Zweijährige Königin.** Die Lebensfähigkeit der Eier wird schwächer, jedoch nicht bei allen in gleichem Grade, vielmehr erscheinen bei ihnen zwei und mehrere Entwicklungsrichtungen, was höchstwahrscheinlich von spezifischem Funktionieren der Eierstöcke abhängt, welche Veränderung ihrerseits durch das steigende Alter der Königin verursacht wird. Es entstehen zwei, drei und vier polymorphe Formen.

**Dreijährige Königin.** Infolge des fortgeschrittenen Alters der Königin sind die Eier noch schwächer; ihre individuellen Eigenschaften sind nicht so stark, wie bei denjenigen von zweijähriger Königin. Die Anzahl der polymorphen Formen wird infolgedessen reduziert, und es bleiben solcher nur zwei.

**Vierjährige Königin.** Die Königin ist so alt, daß der Unterschied zwischen einzelnen jetzt sehr schwach gewordenen Eiern kaum zu bemerken ist. Die Anzahl der Formen wird in diesem Falle nur auf eine reduziert.

Wir kommen somit zum Schlusse, daß die polymorphen Bienenformen sowohl durch die Königin, wie auch durch

die spezielle Behandlung seitens der Arbeiterbienen hervorgerufen werden können.

## 6. Das Aufsuchen der Komponenten einer Mischung von polymorphen Bienenformen bei der Zuhilfenahme der Präformationstheorie.

Nach der Präformationstheorie, wie sie in der letzten Zeit von O. SCHULTZE (36) und M. v. LENHOSSÉK (27) gegeben wurde, sind »männliche« und »weibliche« Eier vorhanden, deren Geschlecht bereits vor der Befruchtung bestimmt ist. Die Befruchtung ist nur für die weitere Entwicklung der weiblichen Bieneier nötig. Die männlichen Eier gebrauchen zu ihrer Entwicklung keine Befruchtung.

Wie wir im 1. Abschnitte des theoretischen Teiles gesehen haben, stoßen wir bei der Zulassung dieser Theorie auf zwei wichtige Fragen, und zwar:

1) Nach dieser Theorie verlangen die männlichen Eier keine Befruchtung zu ihrer Entwicklung. Welche Bienenform wird aus denselben sich entwickeln, wenn sie befruchtet werden?

2) Wenn die weiblichen Eier ohne Befruchtung keine Weibchen ergeben können, so fragt es sich, wird aus denselben irgend eine andre Bienenform hervorgehen, oder die Entwicklung still stehen?

Zur Lösung dieser Fragen und zum Auffinden der oben erwähnten Komponenten werden wir neben der Präformationstheorie auch meine Theorie über die Bedeutung eines bzw. zweier Frequenzmaxima zur Hilfe nehmen.

### a. Die »falschen« Drohnen.

Nach der Präformationstheorie enthält die Königin, wenn auch keine copulierte, in ihrem Eierstock sowohl die »männlichen«, wie auch die »weiblichen« Eier. Würden die weiblichen Eier, weil nicht befruchtet, in ihrer weiteren Entwicklung still stehen, so würde ein Teil der von einer nicht copulierten Königin abgelegten Eier zugrunde gehen und nur die männlichen sich weiter entwickeln. Die Tatsache zeigt aber, daß alle solche Eier sich entwickeln und im Resultate »falsche« Drohnen ergeben. Daraus folgt, daß aus unbefruchteten weiblichen Eiern sich Drohnen entwickeln.

Die Drohnen, welche auf diese Weise entstanden sind, müssen folglich eine Mischung von »männlichen« und »weiblichen« Drohnen repräsentieren, d. h. das Schema für solche Drohnen muß, wenn sie untereinander nicht identisch sind, sich wenigstens in zwei Komponenten zerlegen lassen, von welchen eine jede nur ein Frequenzmaximum

auf jedem Flügel aufweisen soll. Dies wird auch wirklich beobachtet, und zwar läßt sich das Schema (*A*) der Tabelle XXIV zerlegen in:

<i>A</i> = <i>B</i> + <i>C</i>		<i>B</i>		<i>C</i>		
1 •	• 0	1 •	• 0	0 •	• 0	
4 •	• 6	2 •	• 4	2 •	• 2	
13 •	• 10	10 •	• 7	3 •	• 3	
15 •	• 20	11 •	<i>n</i> = 18 • 14	4 •	• 6	
22 •	• 21	9 •	• 8	13 •	<i>n</i> = 19 • 13	
19 •	• 18	8 •	• 7	11 •	• 11	
15 •	• 11	6 •	• 5	9 •	• 6	
5 •	• 6	2 •	• 3	3 •	• 3	
2 •	• 2	1 •	• 1	1 •	• 1	
3 •	• 4	1 •	• 2	2 •	• 2	
1 •	• 0	0 •	• 0	1 •	• 0	
100	+	98	51	+	51	
	= 198			= 102		
				49	+	
					= 96	47

Somit läßt sich das Schema *A* in *B* und *C* zerlegen. Die Komponenten, welche dabei erhalten werden, sind  $\gamma_{18}$  und  $\gamma_{19}$ . Die eine dieser Komponenten entspricht nach dem obengesagten den »männlichen« und die andre Komponente den »weiblichen« Drohnen.

Wie diese Zerlegung zeigt, ergeben 198 : 2 untersuchter Drohnen 102 : 2 von der Form  $\gamma_{18}$  und 96 : 2 von der Form  $\gamma_{19}$ . Setzen wir die Anzahl der Drohnen von der Form  $\gamma_{19}$  gleich 100, so erhalten wir für die Form  $\gamma_{18}$  die Zahl 106,2, und zwar:

$$102 : 96 = 106,2 : 100.$$

Das Verhältnis 106,2 : 100 drückt in der Natur das Verhältnis der männlichen Exemplare zu den weiblichen aus, wie es folgende Beispiele veranschaulichen:

In dem gesamten Deutschen Reiche stellen sich auf Grund der Aufnahmen des statistischen Amtes in Berlin in den 10 Jahren von 1882—1891 die Zahlen der Geborenen (einschließlich Totgeborenen), wie folgt<sup>1</sup>:

	Männlich	Weiblich	Zahl der Knaben bei Reduktion der Mäd- chen auf 100
1882	911 372	858 128	106.20
1883	900 673	849 200	106.06
1884	924 120	869 821	106.24
1885	925 885	872 747	106.09
1886	933 812	880 686	106.03
1887	938 441	887 117	105.79
1888	940 917	887 461	106.02
1889	945 269	893 168	105.83
1890	937 448	882 813	106.19
1891	980 316	922 843	106.23
	Sa.: 9 338 253	: 8 803 984	Sa.: 1060,68 : 10
	= 106,068	: 100	= <b>106,068</b>

M. STANDFUSS (38) fand für die Schmetterlinge (32 176 Exemplare) von 40 verschiedenen Arten, welche er während der Zeitperiode 1877 bis 1893 gezüchtet hat, das Verhältnis 106,9 ♂♂ auf 100 ♀♀.

F. HEYER (20) fand bei einer Zählung von 21 000 wildgewachsenen Pflanzen auf je 100 Weibchen 106 Männchen.

Da wir auch ein Verhältnis 106,2  $\gamma_{18}$  : 100  $\gamma_{19}$  für unsre Drohnen finden, so könnte man daraus schließen, daß die Komponente  $\gamma_{18}$  den »männlichen« Drohnen und  $\gamma_{19}$  den »weiblichen« entspricht. Man muß hier jedoch bemerken, daß dieses Verhältnis ein rein zufälliges ist: nur die Lage der Komponenten gegenüber der Zahl  $n$  bleibt konstant, während die Frequenzahlen der Schemata  $B$  und  $C$  in breiten Grenzen variieren können. Wir haben auf diese Weise vorläufig kein Kriterium, um zu entscheiden, ob  $\gamma_{18}$  oder  $\gamma_{19}$  den »weiblichen« Drohnen entspricht.

Betrachten wir jetzt Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen. Es steht nach der Präformationstheorie auch hier nichts im Wege, zuzulassen, daß auch die Arbeiterineier eine Mischung von männlichen und weiblichen Eiern darstellen. Die daraus sich entwickelnden Drohnen müssen folglich zwei Formen haben. Das Schema  $A$  der Tabelle XXV läßt sich wirklich in zwei Komponenten ( $B$  und  $C$ ) zerlegen.

<sup>1</sup> Zitiert nach STANDFUSS (38).

$A = B + C$			$B$	$C$		
16 •	• 17	13 •		• 14	3 •	• 3
28 ●	• 25	22 ●	$n = 20$ .....	● 19	6 •	• 6
15 •	● 30	7 •		• 17	8 ●	$n = 21$ ..... ● 13
12 •	• 12	6 •		• 7	6 •	• 5

Die hier erhaltenen Komponenten sind:  $\gamma_{20}$  und  $\gamma_{21}$ .

Als F. DICHEL (15) morphologische Untersuchungen an diesen Drohnen vornahm, fand er, daß ein Teil derselben nach dem Arbeiter-typus gebaut ist. Offenbar sind es solche Drohnen, welche aus weiblichen Eiern sich entwickelten.

#### b. »Echte« Drohnen.

Unter diesen Drohnen verstehen wir solche, welche einer normal-copulierten Königin entstammen.

Wir haben gesehen, daß die Präformationstheorie einer Ergänzung bedarf, und zwar, daß aus unbefruchteten weiblichen Eiern sich Drohnen entwickeln, welche vom Standpunkte der frequenziellen Hakenanzahl aus sich von »männlichen« Drohnen unterscheiden. Es ist noch die Frage unentschieden geblieben, ob die befruchteten männlichen Eier Drohnen oder Arbeiterbienen ergeben?

Da die Präformationstheorie zuläßt, daß aus weiblichen Eiern nur dann die Arbeiterbienen sich entwickeln werden, wenn dieselben befruchtet sind, so steht uns nichts im Wege, anzunehmen, daß aus männlichen Eiern sich stets Drohnen entwickeln werden, unabhängig davon, ob dieselben unbefruchtet oder befruchtet sind. Bei dieser Annahme können alle Eier (weibliche und männliche) befruchtet sein, und die Königin braucht nicht mehr zu wissen, welche Eier sie befruchten soll und welche nicht; dadurch werden die der Königin zugeschriebenen komplizierten Befruchtungsprozesse vereinfacht, sie muß aber wissen, daß die weiblichen Eier in die Arbeiterzellen und die männlichen in die Drohnenzellen abgelegt werden müssen. Dies wäre der erste mögliche Fall.

Der zweite mögliche Fall besteht darin, daß die Königin nicht zu wissen braucht, ob weibliche oder männliche Eier in die betreffenden Zellen abgelegt werden; sie muß aber wissen, daß die Eier, welche in die Arbeiterzellen hineinkommen, zuerst befruchtet werden müssen,

während die Eier, welche in die Drohnenzellen abgelegt werden, unbefruchtet bleiben müssen (sonst können sich dort auch Arbeiterinnen entwickeln). Dabei muß die Präformationstheorie zulassen, daß aus befruchteten männlichen Eiern sich Arbeiterbienen entwickeln (sonst können sich in den Arbeiterzellen auch Drohnen entwickeln). Bei dieser Zulassung wird sich die Präformationstheorie von der Theorie von DZIERZON nur dadurch unterscheiden, daß dieselbe das Vorhandensein zweierlei Eier zuläßt.

Wenn wir das im tatsächlichen Teil sich befindliche statistische Material (hauptsächlich von BETZ) nach diesen beiden Ansichten bearbeiten wollen, müssen wir folgendes in Betracht ziehen:

Nach der ersten Ansicht: alle Drohnen- und Arbeiterkomponenten müssen je zwei Frequenzmaxima auf beiden Flügeln aufweisen. Nach der zweiten Ansicht: alle Drohnenkomponenten müssen je ein Frequenzmaximum auf beiden Flügeln haben und alle Arbeiterinnenkomponenten solcher zwei aufweisen; dabei müssen sowohl die Drohnen, wie auch die Arbeiterbienen, weil sie aus weiblichen und männlichen Eiern sich entwickeln, wenigstens zwei polymorphe Formen haben, unabhängig vom Alter der Königin.

Drohnen von einjähriger Königin. Aus der Tabelle XIV haben wir:

Nach der ersten Ansicht: das Schema  $j$  dieser Tabelle läßt sich in zwei Komponenten zerlegen:  $\beta_{21}$  und  $\beta_{22}$ , aber auch in zwei andre Komponenten:  $\alpha_{20}$  und  $\beta_{22}$ . Hier genügt es, nur den letzten Fall anzuführen:

$A = B + C$			$B$			$C$	
16 •	• 14	12 ●	$n = 20$	● 10	4 •		• 4
20 •	• 17	10 •		• 8	10 •		• 9
24 ●	• 25	12 ●		● 13	12 ●	$n = 22$	● 12
17 •	• 14	5 •		• 2	12 ●		● 12
7 •	• 9	2 •		• 1	5 •		• 8

Nach der zweiten Ansicht: das Schema  $j$  dieser Tabelle läßt sich in zwei Komponenten von der Form  $\gamma$  nicht zerlegen, da dasselbe bereits selbst die Komponente  $\gamma_{22}$  darstellt. Das Fehlen der zweiten polymorphen Form  $\gamma$  steht im Widerspruch mit dieser Ansicht.

Drohnen von zweijähriger Königin. Aus der Tabelle XV haben wir:

Nach der ersten Ansicht: Das Schema  $k$  dieser Tabelle läßt sich weder in  $\beta + \beta$ , noch in  $\alpha + \alpha$  und auch nicht in  $\beta + \alpha$  zerlegen. Es bleibt uns somit nur übrig, anzunehmen, um dem Widerspruche zu entgehen, daß das Schema  $k$  selbst eine weiter nicht zerlegbare Komponente ist.

Nach der zweiten Ansicht: Im vierten Abschnitte ist das Schema  $k$  bereits in  $\gamma_{20}$ ,  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$  zerlegt worden.

Drohnen von dreijähriger Königin. Aus der Tabelle XIX haben wir:

Nach der ersten Ansicht: das Schema  $m$  dieser Tabelle läßt sich in  $\alpha_{21}$  und  $\alpha_{22}$  wie folgt zerlegen:

$A = B + C$	$B$	$C$
7 •	• 9    5 •	• 3    2 •    • 6
20 ●	• 12    10 •	• 4    10 ● $n = 21$ • 8
19 •	● 29    14 ●	$n = 22$ ● 23    5 •    • 6
18 •	• 17    9 •	• 9    9 ●    • 8
15 •	● 17    13 ●	● 13    2 •    • 4
9 •	• 7    7 •	• 5    2 •    • 2

Nach der zweiten Ansicht: Im vierten Abschnitte ist das Schema  $m$  bereits in  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$  und  $\gamma_{24}$  zerlegt worden.

Drohnen von vierjähriger Königin. Aus der Tabelle XXII haben wir:

Nach der ersten Ansicht: das Schema  $o$  dieser Tabelle läßt sich in  $\alpha_{20} + \beta_{22}$  zerlegen.

Nach der zweiten Ansicht: Das Schema  $o$  dieser Tabelle läßt sich in zwei Komponenten von der Form  $\gamma$  nicht zerlegen, da dasselbe bereits selbst die Komponente  $\gamma_{22}$  darstellt. Das Fehlen der zweiten polymorphen Form steht im Widerspruche mit dieser Ansicht.

Wir kommen somit zum Schlusse, daß keine der beiden Ansichten absolut richtig ist. Die erste Ansicht ist deshalb fehlerhaft, weil nach ihr die »echten« Drohnen nur eine Form haben sollen, wir haben aber solcher stets zwei. Die zweite Ansicht verlangt für die »echten« Drohnen

stets zwei polymorphe Formen, welche wir von einjähriger und vierjähriger Königin aber nicht haben.

Wir können versuchen, diese beiden Ansichten miteinander zu vereinigen. Diese dritte Ansicht wird durch folgendes charakterisiert: die Königin legt in die Arbeiterzellen die weiblichen Eier ab, welche sie vorher befruchtet; in die Drohnenzellen legt sie die männlichen Eier ab, befruchtet dieselben aber nicht. Befruchtete weibliche Eier ergeben Arbeiterbienen, unbefruchtete ergeben Drohnen. Unbefruchtete männliche Eier ergeben Drohnen, befruchtete ergeben auch Drohnen. Diese kombinierte Annahme widerspricht der Präformationstheorie nicht; sie unterscheidet sich von der Theorie von DZIERZON nur dadurch, daß sie präformierte Eier zuläßt.

Wir werden dabei, wie auch früher, für die Formen, welche aus befruchteten Eiern (männlichen oder weiblichen) sich entwickeln, die Komponenten  $\alpha$  bzw.  $\beta$  anwenden, während für die parthenogenetischen Formen die Komponente  $\gamma$  bleibt.

Drohnen von einjähriger Königin. Das Schema *j* der Tabelle XIV ist selbst die Komponente  $\gamma_{22}$ ; eine zweite polymorphe Form ist nicht vorhanden, wie die Theorie auch verlangt.

Drohnen von zweijähriger Königin. Das Schema *k* der Tabelle XV läßt sich, wie im vierten Abschnitte gezeigt wurde, in  $\gamma_{20} + \gamma_{21} + \gamma_{22} + \gamma_{23}$  zerlegen. Die Zerlegung kann aber auch in  $\gamma_{20} + \beta_{21} + \gamma_{23}$  bzw. in  $\beta_{19} + \beta_{21} + \gamma_{23}$  oder in  $\beta_{20} + \gamma_{23}$  geschehen. Der letzte Fall wird hier angeführt:

$A = B + C$	$B$	$C$
8 •                      • 11    7 •	• 8    1 •	• 3
12 •                    • 17    10 •	• 11    2 •	• 6
18 •                    • 16    10 •	• 10    8 •	• 6
15 •                    • 19    5 •	• 9    10 •	• 10
18 •                    • 13    3 •	• 1    15 •	• 12
5 •                     • 3    1 •	• 0    4 •	• 3

Die Zerlegung in  $\gamma_{20} + \beta_{21} + \gamma_{23}$  bzw. in  $\beta_{19} + \beta_{21} + \gamma_{23}$  oder in  $\beta_{20} + \gamma_{23}$  würde zeigen, daß ein Teil dieser Eier befruchtet wurde.

Drohnen von dreijähriger Königin. Das Schema  $m$  der Tabelle XIX läßt sich, wie im vierten Abschnitte gezeigt wurde, in  $\gamma_{21} + \gamma_{22} + \gamma_{24}$  zerlegen; man kann aber dieses Schema auch in  $\alpha_{21} + \alpha_{22}$  bzw. in  $\beta_{21} + \gamma_{24}$  zerlegen. Der letzte Fall wird hier angeführt:

$A = B + C$	$B$	$C$
7 •	• 9 6 •	• 8 1 •
20 •	• 12 17 •	• 10 3 •
19 •	• 29 16 •	• 10 3 •
18 •	• 17 10 •	• 7 8 •
15 •	• 17 5 •	• 5 10 •
9 •	• 7 3 •	• 2 6 •

$n = 21$

$n = 24$

Diese Zerlegung in  $\beta_{21} + \gamma_{24}$  würde zeigen, daß ein Teil der Eier befruchtet wurde, und die Zerlegung in  $\alpha_{21} + \alpha_{22}$ , daß alle Eier befruchtet wurden.

Hier ist es interessant, anzuführen, daß das Schema  $n$ , welches aus Tabelle XX und XXI hervorgeht, selbst die Komponente  $\alpha_{21}$  bzw.  $\alpha_{23}$  darstellt, als ob hier alle Eier befruchtet würden.

Drohnen von vierjähriger Königin. Das Schema  $o$  der Tabelle XXII ist selbst die Komponente  $\gamma_{22}$ .

### c. Arbeiterinnen.

Wenden wir zum Aufsuchen der Komponenten von Arbeiterschemata die oben erwähnte vereinigte Ansicht über die Entstehung der Bienenformen an, so erhalten wir folgendes:

Arbeiterinnen von einjähriger Königin. Das Schema  $b$  der Tabelle III läßt sich, wie im vierten Abschnitte gezeigt wurde, in  $\alpha_{20} + \alpha_{21}$  zerlegen und dasselbe Schema der Tabelle IV in  $\alpha_{21} + \alpha_{22}$ .

Arbeiterinnen von zweijähriger Königin. Das Schema  $c$  der Tabelle V ist selbst die Komponente  $\beta_{20}$ . Das Schema  $d$  der Tabellen VI und VII läßt sich, wie aus dem vierten Abschnitte zu ersehen ist, in  $\alpha_{20} + \beta_{21}$  zerlegen.

Arbeiterinnen von dreijähriger Königin. Das Schema  $e$  der Tabelle VIII ist selbst die Komponente  $\beta_{21}$ .

Arbeiterinnen von vierjähriger Königin. Das Schema  $e$  der Tabelle IX läßt sich, wie der vierte Abschnitt zeigt, in  $\alpha_{20} + \alpha_{21}$  zerlegen.

Wie wir in diesem Abschnitt gesehen haben, mußten wir bei der Beibehaltung der Präformationstheorie der Königin die Eigenschaften zuschreiben, daß sie die weiblichen Eier in die Arbeiterzellen und die männlichen Eier in die Drohnenzellen ablegt und daß sie die weiblichen Eier befruchtet und die männlichen nicht. Außerdem mußten wir annehmen, daß aus unbefruchteten weiblichen Eiern sich Drohnen entwickeln.

Hätten wir diese Eigenschaften der Königin nicht zugeschrieben, bzw. die zuletzt erwähnten Annahmen nicht gemacht, dann hätten wir folgende Widersprüche der beobachteten Tatsachen:

1) Würde die Königin die weiblichen und die männlichen Eier sowohl in die Arbeiter- wie auch in die Drohnenzellen ablegen und sie alle befruchten, so hätten wir aus beiderlei Zellen die Arbeiterinnen und Drohnen erhalten.

2) Würden die unbefruchteten weiblichen Eier sich zu Drohnen nicht entwickeln, so hätten wir zwischen den von einer nicht copulierten Königin abgelegten Eiern etwa die Hälfte verdorben vorgefunden.

Das bis jetzt Gesagte zwingt uns nicht, die Theorie von DZIERZON unbedingt zu verlassen, denn sie hat die oben erwähnten Widersprüche auch nicht, wenngleich sie die präformierten Eier nicht zuläßt. Im Gegenteil, diese Theorie ist einfacher als die Präformationstheorie, indem die erstere der Königin nur eine Eigenschaft zuschreibt (die Eier in den Arbeiterzellen zu befruchten und in den Drohnenzellen nicht), während die letztere von der Königin noch verlangt, daß sie die weiblichen Eier von den männlichen sortieren soll.

Wenn wir annehmen, daß eine gesunde und normal copulierte Königin ihr Befruchtungsgeschäft wenigstens 3 Jahre lang normal besorgt, so ergeben unsre statistisch-analytischen Untersuchungen in diesem Abschnitte dieselben Resultate, wie im vierten Abschnitte, und zwar haben wir sowohl nach DZIERZONS Theorie wie auch nach der Präformationstheorie dieselben Komponenten (polymorphe Formen), in welche die erhaltenen Schemata für Drohnen und Arbeiterinnen sich zerlegen lassen. Es entsteht aber sofort ein Unterschied, wenn wir den wirklichen Zustand der Königin, welcher von ihrem Alter abhängt, in Betracht ziehen und dementsprechend die Zerlegungen unsrer Schemata vornehmen werden.

Es ist bekannt, daß eine Königin in einem Jahre etwa 200 000 Eier abzulegen vermag (37). Nehmen wir an, daß ein Viertel davon Drohnen-eier sind, so muß die Königin bei der Ablage von Arbeiter-eiern den Verschlußapparat ihrer Samentasche etwa 150 000mal pro Jahr in Anspruch nehmen, um dieselben zu befruchten. Es erscheint somit sehr wahrscheinlich, daß der Verschlußapparat nach so vielen Muskelkontraktionen geschwächt wird, er wird in seinen Funktionen gestört. Ob es am Ende des ersten, des zweiten oder des dritten Jahres vorkommen wird, bleibt für uns vorläufig gleich, aber es muß bei der Königin einmal ein Moment kommen, wo sie nicht nur die Arbeiter-, sondern auch die Drohneier unwillkürlich zu befruchten beginnen wird. Zuerst wird diese Abnormität nur einen geringen Teil der Drohneier treffen, später aber immer einen größeren und größeren, bis schließlich alle Drohneier (wie auch die Arbeiter-eier) befruchtet werden.

Die Tatsache, daß aus den Eiern, welche normalerweise in die Drohnenzellen abgelegt werden, stets nur Drohnen sich entwickeln, unabhängig vom Alter der Königin, zeigt in unserm Falle, daß aus befruchteten männlichen Eiern sich Drohnen entwickeln. Dieser Schluß widerspricht der DZIERZONschen, nicht aber der Präformationstheorie.

Wenn wir diesen Zustand der Königin in Betracht ziehen, haben wir zur Auswahl folgende Drohnenkomponenten, deren Erhaltung weiter oben angeführt ist:

Tabelle	Alter der Königin in Jahren	Komponenten	
		Bei der Annahme, daß die männlichen Eier stets unbefruchtet sind	Bei der Annahme, daß, von einem gewissen Alter der Königin an, dieselbe unbefruchtete und befruchtete Eier ablegt
XIV	1	$\gamma'_{22}$	$\gamma'_{22}$
XV	2	$\gamma'_{20} + \gamma'_{21} + \gamma'_{22} + \gamma'_{23}$	$\gamma'_{20} + \gamma'_{23} + \beta_{21}$
XV	2	»	$\gamma'_{23} + \beta_{19} + \beta_{21}$
XV	2	»	$\gamma'_{23} + \beta_{20}$
XIX	3	$\gamma'_{21} + \gamma'_{22} + \gamma'_{24}$	$\alpha_{21} + \alpha_{22}$
XIX	3	»	$\gamma'_{24} + \beta_{21}$
XX	3	$\gamma'_{21} + \gamma'_{23}$	$\alpha_{21}$
XXI	3	$\gamma'_{23} + \gamma'_{25}$	$\alpha_{23}$
XXII	4	$\gamma'_{22}$	$\gamma'_{22}$

Wie die beiden vertikalen Reihen von Komponenten zeigen, ist es möglich, die betreffenden Drohnschemata sowohl in die rein »parthenogenetischen«, wie auch in die gemischten Komponenten zu zerlegen.

Da wir jetzt bei der zweiten Reihe stehen geblieben sind, wollen wir von diesen Komponenten die wahrscheinlichsten wählen.

Die Komponenten für die Drohnen von ein- und vierjähriger Königin ( $\gamma_{22}$ ) bleiben ohne Auswahl auch weiter.

Das Schema der Tabelle XV für Drohnen von zweijähriger Königin hat drei mögliche Zerlegungen, welche alle sagen, daß nur ein Teil der Drohnen aus unbefruchteten Eiern sich entwickelt (der Komponente  $\gamma$ ), der übrige Teil entwickelt sich aus befruchteten Eiern (die Komponente  $\beta$ ). Von diesen drei möglichen Fällen ist der wahrscheinlichste der letzte ( $\gamma_{23} + \beta_{20}$ ), weil er der einfachste ist. Und in der Tat, ist ein Teil der Eier unbefruchtet, so entstehen daraus Drohnen von der Form  $\gamma_{23}$ , aus dem befruchteten Teil der Eier entwickeln sich Drohnen von der Form  $\beta_{20}$ . Somit ist die Entstehung von zwei polymorphen Drohnenformen für uns klar.

Das Schema der Tabelle XIX für Drohnen von dreijähriger Königin hat zwei mögliche Zerlegungen, von welchen die wahrscheinlichste die letztere ist ( $\gamma_{24} + \beta_{21}$ ); die Gründe sind dieselben, wie für die Tabelle XV. Auch die Zerlegung der Schemata der Tabellen XX bzw. XXI in  $\alpha_{21}$  bzw.  $\alpha_{23}$  ist sehr wahrscheinlich, da diese Formen zeigen, daß alle Drohneneier befruchtet sind.

Wir haben somit:

- Von einjähriger Königen:  $\gamma_{22}$ ,
- » zweijähriger Königin:  $\gamma_{23} + \beta_{20}$ ,
- » dreijähriger Königin:  $\gamma_{24} + \beta_{21}$  bzw.  $\alpha$ ,
- » vierjähriger Königin:  $\gamma_{22}$ ,

d. h. von einjähriger Königin entstehen Drohnen aus unbefruchteten Eiern, da der Verschluß des Befruchtungsapparates gut funktioniert. Bei zweijähriger und dreijähriger Königin funktioniert dieser Verschluß nicht so gut, weshalb ein Teil der Eier befruchtet und der übrige, wie früher, unbefruchtet bleibt. Es entstehen somit zwei polymorphe Drohnenformen ( $\gamma$  und  $\beta$ ). Am Ende des 3. Lebensjahres wird dieser Verschluß so stark geschwächt, daß alle Eier befruchtet werden, und die daraus entstehenden Drohnenformen haben nur eine Form  $\alpha$ . Schließlich wird bei vierjähriger Königin der Samenvorrat in der Samentasche so gering, daß die Drohneneier, trotzdem daß der betreffende Verschluß ganz verdorben ist, nicht mehr befruchtet werden können, und es entsteht dieselbe Drohnenform ( $\gamma_{22}$ ), wie von einjähriger Königin, als sie lauter unbefruchtete Eier abgelegt hatte.

Für die Arbeiterschemata haben wir folgende Komponenten:

- Von einjähriger Königin:  $\alpha_{20} + \alpha_{21}$ .  
 » zweijähriger Königin:  $\beta_{20}$  bzw.  $\alpha_{20} + \beta_{21}$ .  
 » dreijähriger Königin:  $\beta_{21}$ .  
 » vierjähriger Königin:  $\alpha_{20} + \alpha_{21}$ .

Hier hat der Umstand keine Bedeutung, ob der Verschlußapparat der Samentasche gut schließen muß oder nicht, denn alle Arbeiterereier müssen sowieso befruchtet sein.

Wir haben gesehen, daß die Drohnen von einer vierjährigen Königin aus unbefruchteten Eiern sich deshalb entwickeln, weil der Samenvorrat zu gering ist, um beim freiwilligen Ausfließen dieselben befruchten zu können. Da die Arbeiterinnen von vierjähriger Königin dennoch aus befruchteten Eiern entstehen, so müssen wir annehmen, daß der geringe Samenvorrat nicht mehr nur durch das Aufmachen des Verschlußapparates aus der Samentasche austritt, sondern durch andre Kräfte, vielleicht durch das Zusammenziehen der Wände dieser Tasche.

### 7. Das Vergleichen der Resultate, welche nach der Dzierzonschen und Präformationstheorie erhalten wurden.

Die Komponenten, welche mit dem Alter der Königin sich ändern, sind nach beiden Theorien folgende:

Tabelle	Alter der Königin in Jahren	Drohnenkomponenten	
		nach DZIERZON	nach der Präformationstheorie
XIV	1	$\gamma'_{22}$	$\gamma'_{22}$
XV	2	$\gamma'_{20} + \gamma'_{21} + \gamma'_{22} + \gamma'_{23}$	$\gamma'_{23} + \beta_{20}$
XX	3	$\gamma'_{21} + \gamma'_{23}$	$\alpha_{21}$
XXII	4	$\gamma'_{22}$	$\gamma'_{22}$

Tabelle	Alter der Königin in Jahren	Arbeiterkomponenten	
		nach DZIERZON	nach der Präformationstheorie
III	1	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$
VI	2	$\alpha_{20} + \beta_{21}$	$\alpha_{20} + \beta_{21}$
VIII	3	$\beta_{21}$	$\beta_{21}$
IX	4	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$	$\alpha_{20} + \alpha_{21}$

Daraus ist ersichtlich, daß sämtliche Komponenten nach beiden Theorien unter sich identisch sind, nur die Drohnen von zwei- und dreijähriger Königin machen davon die Ausnahme.

Die Erklärung des Entstehens von polymorphen Formen bleibt für die Arbeiterformen nach beiden Theorien dieselbe, während diese Erklärungen für die polymorphen Drohnenformen nach beiden Theorien verschieden sind.

Die schwachen Seiten der Theorie von DZIERZON ersehen wir in folgenden Umständen:

1) Diese Theorie kann nicht erklären, warum die Drohnen, welche aus Eiern, abgelegt von einer nicht copulierten Königin bzw. von einer Arbeiterbiene, sich entwickeln, zwei polymorphe Formen haben. Die Präformationstheorie erklärt diese Erscheinung durch das Vorhandensein der weiblichen und männlichen Eier.

2) Diese Theorie ist schwach in ihrer Erklärung, warum die Drohnen, welche sonst aus unbefruchteten Eiern (nach DZIERZON) sich entwickeln, bei Kreuzungen dem Vater ähnlich sind.

Die ergänzende Präformationstheorie erklärt diesen Fall sehr leicht. Da der Verschlussapparat der Samentasche bei der Königin, angefangen vom 2. Lebensjahre, nicht mehr gut schließt, werden die Drohneneier unwillkürlich befruchtet und folglich die Merkmale des Vaters auf die Nachkommenschaft übertragen<sup>1</sup>.

### Schlußwort.

Als v. BUTTEL-REEPEN (11) auf dem Zoologischen Kongreß in Tübingen 1904 seinen Vortrag hielt, um die Theorie von DZIERZON zu verteidigen und die Theorie von DICKEL zu verwerfen, hat sich während der Diskussion herausgestellt, daß es nicht möglich ist, bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft zu entscheiden, welche von beiden Theorien die richtige sei.

So z. B. sagte Dr. BRESSLAU aus Straßburg, welcher die meisten Versuche DICKELS wiederholte: »Leider bin ich nicht damit fertig geworden, wie ursprünglich beabsichtigt, auch die Nachprüfung der beiden andern Versuche schon bis zum heutigen Tage abzuschließen, und ich bin daher nicht in der Lage, Ihnen schon jetzt mit Bestimmtheit erklären zu können, ob DICKEL oder DZIERZON recht hat. Trotzdem aber habe ich es für meine Pflicht gehalten, zu zeigen, daß keineswegs, wie der Herr Vortragende behauptet, der heutige Stand der Wissenschaft zur Annahme der DZIERZONSchen Theorie nötig ist.

Herr Prof. Dr. R. HERTWIG aus München sagte: »Übrigens muß man bei wissenschaftlicher Bewertung von Bienenexperimenten in Rechnung ziehen, daß man äußerst komplizierten Vorgängen gegenübersteht, deren einzelne Faktoren sehr unvollkommen bekannt sind.«

---

<sup>1</sup> Ich habe von Herrn LAWLINZEW aus Wolsk (Gouvernement Saratow, Rußland) Drohnen erhalten, welche zwei gekreuzten Rassen entstammen; die Hälfte derselben war der Mutter ähnlich, während der übrige Teil dem Vater ähnlich war. Offenbar stammten dieselben von einer zweijährigen Königin ab.

Sogar der Vortragende selbst sagte zum Schlusse: »Daß die Möglichkeit (bei großer Unwahrscheinlichkeit) vorliegt, daß auch unter besonderen uns noch unbekanntem Bedingungen aus unbefruchteten Eiern vielleicht Arbeiterinnen bzw. weibliche Wesen (und vice versa) hervorgehen können, wird nicht bestritten (vgl. die CAMERON-WEISMANNSche Theorie).«

Es ist hier interessant, den Brief von A. WEISMANN an F. DICKEL anzuführen (vom 24. IV. 1906): »Mir besonders ist viel daran gelegen, daß die Frage ins reine komme, ob die Drohneier wirklich — wie Sie annehmen — regelmäßig befruchtet sind, ob das Gegenteil der Fall ist, oder — was ja auch denkbar wäre — ob diese Eier bald befruchtet, bald unbefruchtet abgelegt werden. In keinem der drei Fälle folgt schon notwendig, daß die Befruchtung hier das Geschlecht bestimmt; der erste Fall schließt das aus, der zweite läßt es so aussehen, ohne aber beweisend zu sein, und der dritte spricht wieder dagegen. Die Frage, ob Befruchtung der männlichen Eier stattfindet, muß also zunächst ganz für sich entschieden werden, und das ist nur durch die mikroskopischen Untersuchungen möglich. Mag die Antwort ausfallen wie sie will, die weitere Frage: was bestimmt hier das Geschlecht, ist dann Ihre Sache, und Ihre bisherigen Versuche sprechen ja sehr für eine Bestimmung durch die Arbeiter. Mit dem Mikroskop kann man da kaum etwas zur Lösung beitragen« (15).

Warum es den Herren PAULKE (29) und PETRUNKEWITSCH (30, 31) nicht gelang, mittels der mikroskopischen Untersuchungen der Eier nachzuweisen, daß die Drohnen ausschließlich nur aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln, kann man unter anderem aus Äußerungen und Versuchen, z. B. von A. BETHE (6) und M. KUCKUCK (24) ersehen.

In der vorliegenden Untersuchung bemühte ich mich, der Lösung der Frage über die Parthenogenese bei Bienen mittels der analytisch-statistischen Methode näher zu treten, welche nichts gemeinschaftliches weder mit mikroskopischen noch mit biologischen Untersuchungen hat.

Wenn das Material bei dieser Untersuchung auch nicht vollkommen zahlreich war, so zeigt es nichtsdestoweniger bereits jetzt auf diejenigen »einzelnen Faktoren« des komplizierten Vorganges der Parthenogenese, von welchen weiter oben R. HERTWIG spricht.

Analytisch-statistische Untersuchungen der Haken auf den Hinterflügeln der Bienen zeigen, daß die Drohnen von einer nicht copulierten Königin wirklich aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln, wie es auch DZIERZON vermutete, aber von zwei- und dreijährigen Königinnen entwickelt sich ein Teil der Drohnen auch aus befruchteten Eiern.

Diese Erscheinung wird durch die Schwächung des Verschlußapparates der Samentasche bei der Königin erklärt, wobei mit dem steigenden Alter der Königin ein immer größerer und größerer Teil der Drohneneier unwillkürlich befruchtet wird, bis dieselben wieder unbefruchtet abgelegt werden, da der Samenvorrat zur Befruchtung nicht mehr reicht. Wenn die Königin auch in ihrem vierjährigen Alter noch Arbeiterinnen, welche aus befruchteten Eiern sich entwickeln, erzeugt, so geschieht diese Befruchtung bereits infolge der Kontraktion der Samentasche selbst, welche noch einen wenn auch sehr geringen Teil der Spermatozoiden in sich enthält. Solche Kontraktionen finden bei der Ablage der Drohneneier infolge des Instinktes der Königin nicht statt.

Die Behauptung DICKELS, daß alle Drohneneier, welche von einer copulierten Königin abgelegt werden, befruchtet sind, widerspricht den Resultaten der vorliegenden Untersuchung; auch die Theorie von DZIERZON kann nicht als richtig betrachtet werden, nämlich, daß die Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln.

Die Drohnen entwickeln sich sowohl aus unbefruchteten wie auch aus befruchteten Eiern. Diese Meinung wurde in der letzten Zeit auch von A. TICHOMIROW (40) ausgesprochen.

Die Beleuchtung der hier erhaltenen Resultate vom Standpunkte der Präformationstheorie aus zwang uns, diese Theorie zu ergänzen, um derselben noch eine größere Wahrscheinlichkeit zu erteilen. Diese Ergänzung besteht darin, daß, wenngleich zweierlei präformierte Eier, »männliche« und »weibliche«, vorhanden sind, wobei die ersteren zu ihrer Entwicklung keiner Befruchtung bedürfen, während dieselbe für die letzteren unentbehrlich ist, stört dennoch die Befruchtung der »männlichen« Eier ihre Entwicklung nicht und ergibt im Resultat wiederum Drohnen, während aus unbefruchteten »weiblichen« Eiern sich nur Drohnen entwickeln.

In der gegenwärtigen Abhandlung wurden die Versuche von DICKEL nicht in Betracht gezogen, da die meisten derselben unter anormalen Bedingungen angestellt wurden, was nicht die unmittelbare Aufgabe unsrer Untersuchung bildet. Hier genügt es, zu sagen, daß die Resultate seiner Versuche der abgeänderten Präformationstheorie von SCHULTZE und LENHOSSÉK nicht widersprechen, wenn man dabei den gegenwärtigen Stand der chemischen Parthenogenese in Betracht zieht.

Nach diesem Standpunkte erscheint es möglich, aus dem »weiblichen« unbefruchteten Ei, aus welchem normalerweise nur Drohnen sich entwickeln, ein Weibchen zu erhalten, indem man das Ei mittels

entsprechender Chemikalien bearbeitet oder dieses Geschäft den Arbeiterinnen überläßt, welche höchstwahrscheinlich die nötigen Secrete in ihren Drüsen enthalten, welche die Spermatozoiden ersetzen können; der Zweck der letzteren nach der Reiztheorie von A. TICHOMIROW (39) besteht nur darin, das Ei zu seiner weiteren Entwicklung in der gegebenen Richtung zu erregen.

Wenn die Versuche von N. KULAGIN (25) in dieser Richtung, indem er zur Erregung der unbefruchteten Eier die Schwefelsäure benutzte, negativ ausgefallen sind, so liegt die Ursache des Nichtgelingens unter anderm auch darin, daß er die »männlichen« und nicht die unbefruchteten »weiblichen« Eier mit der Säure bearbeitet hat, wie es in diesem Falle sein sollte.

Dieselbe Bemerkung bedarf der Vorschlag von E. PFLÜGER (32), welcher sagt, daß ein unbefruchtetes Ei mit den Drohnensamen benetzt werden soll, um zu sehen, ob daraus eine Arbeiterin sich entwickeln würde. Bei solchem Versuch muß ein unbefruchtetes »weibliches« Ei genommen werden, da die Befruchtung des »männlichen« Eies wiederum eine Drohne ergibt. Möglicherweise genügen dabei nur die Extraktivstoffe des Spermas, wie es WINKLER (41) bei künstlicher Befruchtung der Echinodermeneier nachgewiesen hat.

## Resümee.

### a Resultate, welche der tatsächliche Teil dieser Arbeit ergibt:

1) Die Königinnen haben in bezug auf die Hakenanzahl ( $n$ ) auf dem vorderen Rande der Hinterflügel je zwei Maxima der Frequenz auf beiden Flügeln, von welchen das eine bei  $n = 18$  und das andre bei  $n = 20$  liegt.

2) Die Drohnen, welche ein- und vierjährigen Königinnen entstammen, haben auf beiden Flügeln je ein Frequenzmaximum bei  $n = 22$ .

3) Die Drohnen, welche zwei- und dreijährigen Königinnen entstammen, haben auf beiden Flügeln je zwei Frequenzmaxima, deren Lagen verschieden sind.

4) Die Drohnen, welche einer nicht copulierten Königin entstammen, haben auf dem rechten Flügel ein Frequenzmaximum und auf dem linken zwei Maxima.

5) Die Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen, haben auf beiden Flügeln je ein Frequenzmaximum, von welchen das eine bei  $n = 21$  und das andre bei  $n = 20$  liegt.

6) Arbeiterinnen, welche ein- oder vierjährigen Königinnen entstammen, haben auf dem rechten Flügel zwei und auf dem linken ein Frequenzmaximum.

7) Arbeiterinnen, welche zwei- oder vierjährigen Königinnen entstammen, haben je zwei Frequenzmaxima auf beiden Flügeln.

8) Drohnen, welche einer normal copulierten Königin entstammen, aber ihre Entwicklung in Arbeiterinnenzellen durchgemacht haben, haben denselben Verlauf der Frequenz, wie die Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen. (Es ist noch unbekannt, welchen Einfluß das Alter der Königin dabei ausübt.)

9) Die Hakenanzahl variiert bei Königinnen zwischen 13 und 23.

10) Die Hakenanzahl bei Drohnen, welche einer copulierten Königin entstammen, variiert zwischen 15 und 29.

11) Die Hakenanzahl bei Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen, variiert zwischen 15 und 26.

12) Die Hakenanzahl bei Arbeiterinnen variiert zwischen 17 und 28.

b. Resultate, welche bei der Zuhilfenahme der Präformationstheorie im Zusammenhange mit meiner Theorie über die Bedeutung der Maximaanzahl der Frequenz erhalten wurden:

13) Drohnen von ein- und vierjähriger (und auch älteren) Königin entwickeln sich aus den unbefruchteten Eiern.

14) Drohnen von zwei- oder dreijähriger Königin entwickeln sich teilweise aus unbefruchteten, teilweise aber aus befruchteten Eiern.

15) Arbeiterinnen entwickeln sich, unabhängig vom Alter der Königin, aus befruchteten Eiern.

16) Bei der Königin, in der Regel angefangen von ihrem zweijährigen Alter, funktioniert der Befruchtungsapparat nicht mehr regelmäßig, infolgedessen wird nur ein Teil der Drohneneier befruchtet. Beim fortschreitenden Alter der Königin bleiben die Drohneneier unbefruchtet infolge des Mangels an Samen.

17) Die von SCHULTZE und LENHOSSÉK für Bienen gegebene Präformationstheorie muß dahin ergänzt werden, daß aus »weiblichen« unbefruchteten Eiern sich Drohnen entwickeln. Die Befruchtung der »männlichen« Eier stört die Entwicklung der Drohnen nicht.

18) In einem und demselben normalen Bienenstock sind mehrere polymorphe Drohnenformen vorhanden, was von dem Befruchten oder Unbefruchten ihrer Eier abhängt. Bis jetzt sind drei solche Hauptformen bekannt geworden ( $\gamma$ ,  $\beta$  und  $\alpha$ ). Die Form  $\gamma$  besitzt je ein

Frequenzmaximum auf beiden Flügeln; die Form  $\beta$  hat solcher je zwei, wobei dieselben nebeneinander liegen, und die Form  $\alpha$  hat auch je zwei Frequenzmaxima, welche dazwischen noch ein Minimum haben. Zieht man noch die Lage dieser Maxima in bezug auf die Hakenanzahl in Betracht, so erhält man sogar vier polymorphe Drohnenformen, und zwar:  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$ ,  $\beta_{20}$ ,  $\alpha_{21}$ . (Es ist interessant, zu bemerken, daß auch die Theorie von DZIERZON vier polymorphe Drohnenformen ergibt, und zwar:  $\gamma_{20}$ ,  $\gamma_{21}$ ,  $\gamma_{22}$ ,  $\gamma_{23}$ .)

19) Auch die Arbeiterinnen ergeben in einem und demselben Bienenstock polymorphe Formen, von welchen bis jetzt drei bekannt sind, und zwar:  $\alpha_{20}$ ,  $\alpha_{21}$ ,  $\beta_{21}$ . (Die Theorie von DZIERZON ergibt identische Formen.) Die Entstehung dieser Arbeiterformen kann sowohl durch die Königin, wie auch durch die spezielle Behandlung seitens der Arbeiterbienen bewirkt werden.

20) Die Drohnen, welche einer nicht copulierten Königin entstammen, ergeben nur eine Form  $\gamma_{19}$ .

21) Die Drohnen, welche einer Arbeiterin entstammen, ergeben zwei polymorphe Formen:  $\gamma_{20}$  und  $\gamma_{21}$ , von welchen die eine aus »weiblichen« und die andre aus »männlichen« Eiern sich entwickelt.

22) Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei weiteren Untersuchungen der Bienen, besonders aus andern Gegenden, noch mehrere polymorphe Formen festgestellt werden.

Sophia, im Mai 1909.

### Das Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. P. BACHMETJEW, Zur Variabilität der Flügellänge von *Aporia crataegi* L. in Sophia (Bulgarien). — Allg. Zeitschr. für Entomolog., VIII. Nr. 20 bis 21, S. 389—395; Nr. 23—24, S. 470—494. 1903.
2. — Ein Versuch, die Frage über die Parthenogenese der Drohnen mittels der analytisch-statistischen Methode zu lösen. — Allg. Zeitschr. für Entomol., VIII. Nr. 2—3, S. 37—44. 1903.
3. — Eine neue Methode zur Lösung der Frage über die Parthenogenese bei Drohnen. — Russische Bienenzucht-Liste, VIII. Nr. 1. Moskau 1903. (Russisch.)
4. — Der Unterschied der sogenannten falschen Drohnen von den gewöhnlichen, betrachtet vom Standpunkt der analytisch-statistischen Methode aus. — Russische Bienenzucht-Liste, IX. Nr. 4. Moskau 1904. (Russisch.) Auch deutsch in der Insekt.-Börse, XXI. Nr. 47, S. 371—372. 1904.
5. — Ein Versuch, DZIERZON mit DICKEL zu versöhnen. — Zeitschr. für Naturw. und Geograph., Nr. 4, 5. Moskau 1904. (Russisch.)

6. A. BETHE, Bemerkungen zu DICKELS Auffassung der Geschlechtsbestimmung im Bienenstaat. — Münchener Bienen-Ztg., XXV. Nr. 20, S. 297—300. 1903.
7. — Entgegnung auf den Aufsatz von v. BUTTEL-REEPEN in Nr. 3 ff. dieser Zeitschrift. — Bienenwirt. Zentralbl., Nr. 11. 1904.
8. v. BUTTEL-REEPEN, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig, 1900.
9. — Aus dem Leben der Honigbiene. — Allg. Zeitschr. für Entomol., VIII. Nr. 22—24, S. 453—457. 1903.
10. — Entstehen die Drohnen aus befruchteten Eiern? — Sonderabdr. aus dem Bienenwirt. Zentralbl., Nr. 3—10. 1904.
11. — Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. Vortrag, gehalten auf dem Zoologenkongreß in Tübingen (1904). — Sonderabdr. aus den Verhandl. der Deutseh. Zoolog. Ges., 77 S. Leipzig 1904.
12. F. R. CHESHIRE, Bees and Bee-Keeping; Scientific and Practical. London 1886.
13. F. DICKEL, Über die Beweiskraft der v. SIEBOLDSchen Untersuchungsergebnisse von Bieneiern im Jahre 1855. — Bienen-Ztg., Nr. 21. 1897.
14. — Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. — Arch. f. die ges. Physiolog., XCV., S. 66—106. 1903.
15. — Über die Geschlechtsbildung bei der Honigbiene. I. Klarstellung betr. der Freiburger Eistudien. — Die Biene, XLII., Nr. 9, S. 132—135. Gießen 1904.
16. — Die Lösung der Geschlechtsrätsel im Bienenstaat. Leipzig 1907 (?).
17. DZIERZON, Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes oder neue Art der Bienezucht mit dem günstigen Erfolge angewendet und dargestellt. 1849.
18. — Bienen-Zeitung, IX., Nr. 10—11. 1853.
19. A. D. ELKIND, Juden. Vergleichende anthropologische Untersuchung, hauptsächlich nach den Beobachtungen über polnische Juden. — Nachr. der Kais. Gesellsch. der Liebhaber der Naturw., Anthropol. und Ethnogr., CIV. Arbeit. der Abt. für Anthropol., XXI., 458 S. Moskau 1903. (Russisch.)
20. FR. HEYER, Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. — Inaug.-Dissert. Halle 1883.
21. KIPPING, Leipziger Bienenzeitung, S. 44 und S. 109. 1901.
22. GRIGORY KOSCHEWNIKOW, Materialien zur Naturgeschichte der Biene (*Apis mellifera* L.). — Nachricht. der kais. Gesellsch. der Liebhaber der Naturw., Anthropol. und Ethnogr., XCIX. Arbeit. der Zool. Abt., Bd. XIV. 1. Lief. (144 S.). Moskau 1900. (Russisch.)
23. — Materialien zur Naturgeschichte der Biene (*Apis mellifera* L.). II. Lief. Über den Polymorphismus der Biene und anderer Insekten. — Nachr. der Kais. Gesellsch. der Liebhaber der Naturw., Anthropol. und Ethnogr., XCIX., 2. Lief. Arbeiten der zool. Abt., XIV., 181 S. Moskau 1905. (Russisch.)
24. MARTIN KUOKUCK, Es gibt keine Parthenogenesis. 108 S. mit 33 Fig. Leipzig 1907.

25. N. KULAGIN, Über das Entstehen des Geschlechtes bei Bienen. — Russische Bienez.-Liste. XVIII. Nr. 1, S. 118—124. Moskau 1902. (Russisch); auch in Schulwirtsch., Nr. 4. 1901. (Russisch.) (Separat.)
26. OSWALD H. LATTER, The egg of *Cuculus canorus*. — *Biometrika*, I., Nr. 2, S. 164—176. 1902.
27. M. v. LENHOSSÉK, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
28. METZGER, In der Abhandl. von C. CLAUS: Zur Irrlehre METZGERS. — *Bienen-vater*, Nr. 3. Wien 1896.
29. W. PAULCKE, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. — *Anat. Anz.*, XVI. Vom 5. Oktob. 1899. (Separat.)
30. ALEXANDER PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenai. — *Zoolog. Jahrb.*, XIV. Nr. 4, S. 573—608. 1901.
31. — Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenai. — *Ibid.*, VIII. Nr. 3, S. 481—516. 1902.
32. E. PELÜGER, Über die jungfräuliche Zeugung der Bienen. — *Separ.-Abdr.* aus dem *Arch. für die ges. Physiolog.* Bd. XCIX. Auch in *Münchener Bieneztg.* XXV., Nr. 20, S. 300—301. 1903.
33. JA. POMADOW, Resultate der Höhen- und Brustmessungen bei Rekruten in Bulgarien 1897—1900. — *Arbeiten der bulgarischen Naturf.-Gesellsch.*, II., S. 173—199. Sophia 1904. (Bulgarisch.)
34. A. QUETELET, *Sur l'homme ou Essai de physique sociale*. Paris 1835.
35. W. J. SCHMUIDSINOWITSCH, Krenzungsversuche verschiedener Rassen von *Bombyx mori*. — *Arbeiten der kaukasischen Seidenzuchtstation (1892)*, VI., Nr. 3, S. 12—51. Tiflis 1893. (Russisch.)
36. OSKAR SCHULTZE, Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. — *Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickgesch.*, LXIII., Nr. 1, S. 197—257. 1903.
37. W. SKARYTKA, *Das Bienenjahr. Lehrbuch der rationellen Bienezucht nach Grundsätzen der Theorie und Praxis*. Wien 1898.
38. M. STANDFUSS, *Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler*. Jena 1896.
39. A. TICHOMIROW, Über den Einfluß des Reizes auf die Entwicklung der Seidenspinnereier. — *Arbeit. des Comité für Seidenzucht*, Jahrg. 1884 bis 1886, S. 13—16. Moskau 1886. (Russisch.)
40. A. A. TICHOMIROW, *Tagblatt der Bienezucht-Ausstellung in »Arbeiten der Gesellsch. zur Akklimat. der Tiere und Pflanzen«, 3. Lief.*, S. 22. Moskau 1900. (Russisch.)
41. HS. WINKLER, Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktionsstoffen aus dem Sperma. — *Nachr. Gesell. Wissensch. Göttingen*, Nr. 2, S. 187—193. 1900.

# Studien über die Konstanz histologischer Elemente.

## II.

### *Fritillaria pellucida*.

Von

Dr. **E. Martini**

(Rostock).

---

Mit 16 Figuren im Text und Tafel I—III.

---

### II. *Fritillaria pellucida*.

Über diese Form liegen eingehende Untersuchungen von SALENSKY und IHLE vor. Erstere, die für eine Reihe von Organen eine geringe und typische Zahl von Zellen angibt, war es besonders, die mir die genannte Species als ein günstiges Untersuchungsobjekt erscheinen ließ. Die seit meiner Publikation über *Oikopleura longicauda* verstrichene Zeit hat uns die wesentlich gründlichere Studie von IHLE über die Appendicularien der Siboga-Expedition gebracht, in der bereits viele der Fehler SALENSKYS berichtigt sind. Beide Autoren gehen auf den Bau des Schwanzes nicht ein. Über diesen finden wir dagegen Gutes bei SEELIGER (1900). Ferner bei RANKIN (1894/95). Endlich werden wir für Rumpf und Schwanz die vorzüglichen Abbildungen LOHMANN'S (1896) heranzuziehen haben. Nur selten wird es nötig sein, auf ältere Literatur, wie FOL, RAY LANKESTER, BUSCH (1851) u. a. zu rekurreren. Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich die Resultate der genannten Autoren gleich im Vergleich mit den meinigen besprechen.

Das Material danke ich der Neapler Station. Es war teils mit HERMANN'Scher Flüssigkeit, teils mit Formol, mit Sublimat oder Sublimatpikrinesessig fixiert. Letzteres entsprach meinen Wünschen in hervorragendem Maße, und so sind die meisten Untersuchungen an Totalpräparaten und Schnitten dieser Vorbehandlung gemacht. Für manche Untersuchungen an Schnitten ist jedoch HERMANN'S Gemisch

entschieden überlegen, und es wurde dies Material daher auch reichlich angewendet.

Wie schon in der vorigen Studie betont, sind Totalpräparate für unsre Aufgabe bei weitem günstiger als Schnitte, und sie konnten entsprechend der geringeren Größe und vorzüglichen Durchsichtigkeit des Objekts in wesentlich höherem Maße zur Anwendung kommen als bei *Oikopleura longicauda*. Zur Bestätigung des am Totalpräparat Gefundenen wurden Schnitte in vielen Fällen herangezogen, die selten unter 15  $\mu$  Dicke hatten, solange sie der Übersicht und Kontrolle der Lage einzelner Zellen zueinander dienen sollten. Nur zur Untersuchung cellulärer Details und einzelner schwieriger Organe bin ich bis 5  $\mu$  heruntergegangen.

Die Färbung der Totalpräparate wurde mit Alaunkarmin, Hämalan EHRLICH'schem Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin ausgeführt, bei den Hämatoxylinfärbungen häufig mit Gegenfärbungen durch Eosin. Auch Gold wurde für Totalpräparate aus Formol verwandt zur Untersuchung der contractilen Elemente.

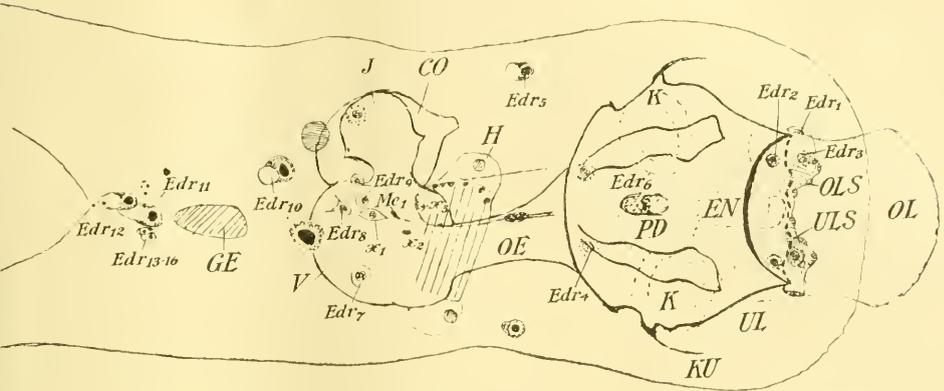
Die Schnitte wurden entweder durch nach einer der obigen Methoden vorgefärbtes Material gelegt, oder es wurde Schnittfärbung, dann meist Eisenhämatoxylin-Eosin benutzt. Die Schnitte durch HERMANN-Material wurden teils ungefärbt, teils mit Eisenhämatoxylin nachgefärbt untersucht.

Durch die Güte des Herrn Prof. Dr. SEELIGER, des Bruders meines verstorbenen Lehrers, war ich in der Lage, auch Präparate des letzteren zu benutzen, von denen einige außerordentlich schön waren und meine Untersuchung sehr gefördert haben. Ich möchte dafür Herrn Prof. SEELIGER meinen wärmsten Dank an dieser Stelle aussprechen.

Über die Gesamtgestalt unsrer Tiere liegen so gute Angaben und Abbildungen besonders von FOL und LOHMANN vor, daß nur der Vollständigkeit halber darüber hier einiges gesagt werden mag. Der größte Teil des Körpers wird von einer wohl ziemlich festen Gallerte gebildet, in der die Blutbahnen ausgespart sind. Dieselbe ist äußerlich von einer bei meiner Vergrößerung strukturlosen Membran überzogen. Der Körper ist nach hinten in zwei Spitzen gabelförmig ausgezogen. Man kann ihn von vorn nach hinten in vier Teile teilen, vom Munde bis zum Beginn der Schwanzgabel.

Der vorderste Teil schärft sich allmählich zu, einen vorn abgestumpften Kegel (Textfig. III *k*), doch von etwas dreiseitigem Durchschnitt bildend. Eine der Seiten ist der Durchschnitt der Rückenfläche.

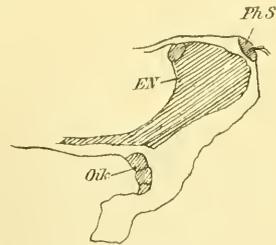
Dieser ganze Kegel ist auf dem Rücken und den vorderen Teilen der Seiten und Bauchfläche von einem hohen Epithel überzogen, dem Oikoplastenepithel. An seiner Basis stülpt sich aus der Rücken- und Seitenwand eine nach vorn geschlagene Falte vor, die Kapuze, die bis vor die Mundöffnung reicht, ebenso verlängert sich an der Mundöffnung die Körperwand dorsal und lateral über die Oikoplastenzone weit nach vorn und bildet so den dorsalen Mundlappen. Die Seitenteile



Textfig. I.

Übersicht des Rumpfes einer *Frötilaria pellucida* in Ventralansicht. KU, Kapuze. Sonstige Bezeichnungen wie auf den Tafeln.

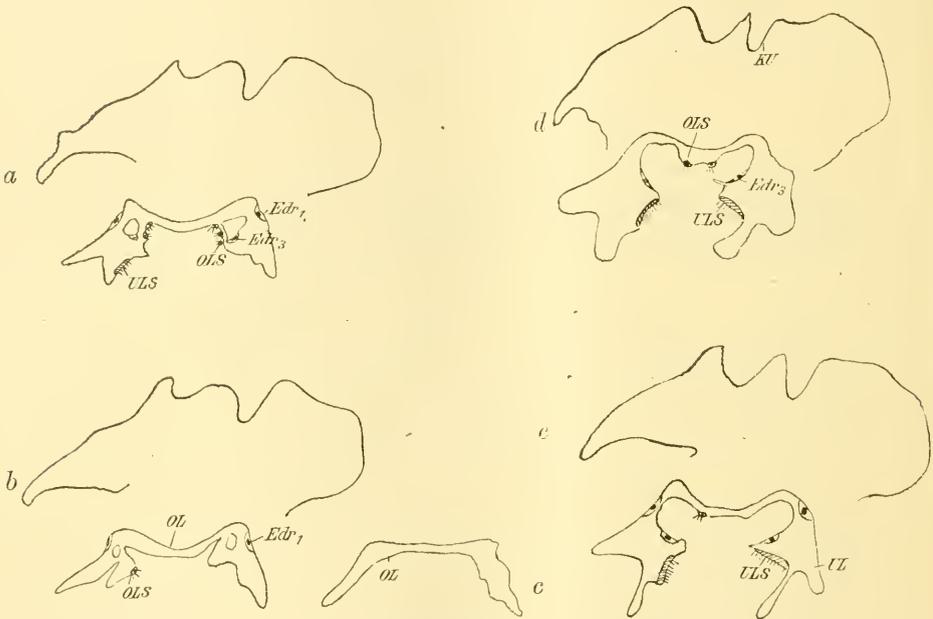
dieses Lappens gehen unten und hinten in zwei ventral gewissermaßen aus der Mundöffnung herabhängende Lappen über, die ventralen Mundlappen, wenigstens in deren oberen und lateralen Teil (vgl. Fig. 4 a), ein wenig auf den ventralen Mundrand übergreifend. Die ventralen Lappen sind nur die mächtiger entwickelten lateralen Teile einer einheitlichen Unterlippe, die sich daher viel stärker wulsten, während die Ansicht von unten deutlich den mittleren Teil der Unterlippe sehen läßt, der wie eine Talsohle die beiden talabwärts (vorn) überhängenden Falten rechts und links verbindet. Wo die Unterlippe sich am Vorderende des Endostyl nach unten herabschlägt, trägt sie eine Querreihe von Flimmerzellen, die den ventralen Saum des Pharynxeinganges bilden. Eine ähnliche Reihe steht dorsal ein wenig weiter vorn, auch auf die Seitenwände



Textfig. II.

Lage des Flimmerbandes am unteren Rande des Pharynxeinganges und mittleren Partie der Unterlippe.

übergreifend. Lateral von der so markierten Mundöffnung haben die hier zusammenfließenden dorsalen und ventralen Lappen eine bedeutende transversale Mächtigkeit, die nach vorn bald abnimmt. In diese Massen des Gallertgewebes streckt sich jederseits der Mundöffnung ein stumpfer Blindsack vom Pharynx aus (Fig. 4 a, Textfig. III a, b). Die Unterlippen tragen dicht vor dem Pharynxeingang jede eine Platte großer Flimmerzellen (Fig. 4 a, Textfig. III).



Textfig. III a—e.

Querschnittserie durch Mund und Lippengegend. *KU.* Kapuze.

An Eingeweiden enthält der vordere Körperteil nur den größeren Teil des Pharynx mit seinen Anhängen und vom Nervensystem über demselben vorn das Gehirn mit den von ihm ausgehenden Nerven.

Der mittlere Körperteil enthält nur den sich verjüngenden Teil des Pharynx und die nach hinten ebenfalls allmählich sich verjüngende Speiseröhre.

Im dritten Teil liegt links der kugelige Magen, rechts ventral der eiförmige Dickdarm, darüber der von links nach rechts gekrümmte Dünndarm. Die Cardia liegt in der Mitte der vorderen Magenwand, der Pylorus rechts oben etwas vorn. — An seinem rechten Ende öffnet sich der Dünndarm in den Dickdarm, durch dessen dorsale Wand.

Der After liegt am vorderen spitzen Ende des eiförmigen Dickdarmes. Vor dem Darmknäuel liegen Herz und Pericard quergestellt.

Im vierten Teil liegen die Genitalorgane, rechts der Hoden, links das Ovar. Der Hoden erstreckt sich weit nach hinten bis an die tiefste Stelle der Bifurcation. Der Ductus deferens zieht vom Hoden aus



Textfig. III 1—4.

Querschnittserie durch Mund und Lippengegend. KU, Kapuze.

von der Stelle, wo dieser dem Ovar anliegt, nach hinten zum Ectoderm.

Außer dem Körper ist der Schwanz zu nennen, der etwa an der Grenze des dritten und vierten Körperabschnittes eingelenkt ist. Die

groben Grundzüge seines Baues stimmen mit denen der übrigen Cope-laten überein, erübrigen also eine Beschreibung.

Die Besprechung der einzelnen Organe wollen wir nach Keimblättern ordnen, mit dem Ectoderm beginnen und mit dem Mesoderm schließen.

### Das Ectoderm.

Von den ectodermalen Teilen zeigt das Oikoplastenepithel Konstanz. Da es sich hier um relativ wenige (etwas über 400) Zellen handelt, die sehr charakteristisch und durehweg streng symmetrisch angeordnet sind, so war es nicht eben schwer, die Lage der einzelnen Elemente kennen zu lernen. Sie sind dargestellt in Fig. 1—3, und zwar in Fig. 1 alle. Das Oikoplastenepithel bedeckt nämlich einen großen Teil des Vorderrumpfes. Auf dem Rücken stärker entwickelt, dehnt es sich dort nach hinten bis zur Wurzel der Kapuze aus, auf deren Unterseite es sich umschlägt. Ventral umgreift es vorn den ganzen Schlund mit einem zum Teil sehr schmalen Streifen, der nur in den Seitenteilen stärker nach hinten entwickelt ist. Während nun Fig. 3 die ventralen Oikoplasten, Fig. 2 die an der Unterfläche der Kapuzenwurzel darstellt, sind die übrigen dorsalen Oikoplasten in Fig. 1 ausgeführt, die Kerne der ebengenannten beiden Gruppen jedoch mit roter unterbrochener Linie da eingetragen, wo sie im Präparat unter bzw. über den andern lagen. Außerdem sind ebenso angedeutet die Kiemen und Kiemendrüsen mit den benachbarten Kernen des flachen Pharynxepithels, die Umrisse des Endostyl, der Lippendrüsen und Sinnesorgane. Nur die Sinnesorgane der Oberlippe sind völlig ausgeführt. In Fig. 3, wo die Drüsen der Mundgegend ausgeführt sind, sind mit roter Linie eingezeichnet: die Unterlippensinnesorgane, der Endostyl und die vordere Gruppe der Kiemenkerne mit je einem benachbarten Nucleus des flachen Pharynxepithels. Von dem Oikoplastenepithel geben LOHMANN (1898) und SALENSKY grob schematische Abbildungen, von denen die des letzteren in Zusammenhang mit der Beschreibung einer großen mediodorsalen, sehr spitz dreieckigen Zelle direkt eine falsche Vorstellung erweckt.

Um uns zunächst in der Fülle der Zellen einigermaßen zu orientieren, teilen wir sie in einzelne Gruppen. Dieselben heben sich im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat zum Teil so schön durch verschiedene Farbtöne voneinander ab, daß ich versucht war, eine farbige Skizze zu geben. Die einzelnen Gruppen sind zum Teil mit verschiedener Farbe bezeichnet. Die mediale Gruppe beschränkt sich

ganz auf den in Fig. 1 dargestellten Teil des Rückens, sie besteht aus meist lang rhombischen Zellen mit ovalen mittelgroßen Kernen. Die Zellen sind mit  $m_1—m_{23}$  (schwarz) bezeichnet, da nur die genannten Zellen und  $m_9$  unpaar sind, besteht die Gruppe aus 43 Kernen.

Eine zweite, aber paarige Gruppe, die sich auf den erwähnten Teil des Rückens beschränkt, ist die Gruppe *R* der Riesenzellen, von denen wir jederseits 1—9 zählen. Die Gruppe ist keine homogene, so sind z. B.  $R_{2-6}$  von  $7-8$  in Farbe sehr different.

Zwischen beiden Gruppen läuft jederseits ein Streifen klein- bis mittelgroßkerniger kubischer Zellen entlang. Man findet den unpaaren Anfang dieser Gruppe bereits an der Wurzel der Kapuze (Fig. 2), von da tritt sie zunächst noch unpaar auf den Rücken des Vorderrumpfes, umgreift dann, sich V-förmig teilend, die Mittelgruppe. An deren Seitenrand gewinnt sie die vordere Grenze der Oikoplastenzone, an der entlang der Streif auf die Ventralseite tritt, um hier, dem Vorder- rand folgend, sich in sich zu schließen. Die Zellen dieser Gruppe sind mit einfachen roten Zahlen 1—100 versehen. Es enthält die Gruppe 190 Zellen.

Um den letztbeschriebenen V-förmigen Zellstreif und die ihm seitlich angelagerte Riesengruppe verläuft dann die Randzone wieder durchweg aus mittelgroßen rhombischen, im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat hellrot gefärbten Zellen bestehend. Sie nimmt fast den ganzen Oikoplastenteil der Kapuze ein, folgt dann den Seitenrändern der dorsalen Oikoplastenzone und biegt unmittelbar vor den Spiracula auf die Ventralseite um. In der Laterallinie erreicht sie die vorige Gruppe und nimmt auf der Unterseite die ganze hinter dieser gelegene Strecke ein. Sie enthält 193 Zellen.

Auf die drei mit *E* bezeichneten Elemente kommen wir nachher zurück.

Das Centrum der Mittelgruppe bildet eine große, stumpf dreieckige Zelle, deren großer runder Kern in der nach hinten gerichteten abgerundeten Ecke stets ein wenig nach rechts verschoben liegt. Der vordere Teil ist flach, ebenso wie die anstoßenden Teile der nächst vorderen Zellpaare, mit denen er zusammen ein dünnes Dach über Gehirn und Statocyste bildet. Hinter dieser Zelle folgen drei Zellpaare, deren Kerne einen mehr oder weniger flachen Winkel bilden. Die mittleren zwei, fast zur gegenseitigen Berührung der Medianebene genähert, sind mittelgroß und oval, die sich rechts und links anschließen sind ebenso geformt, nur kleiner. Das äußerste Paar ist groß

und breitoval. Die nächste Kerngruppe ist ein einziges Paar, das sich bis zur Berührung genähert und mehr oder weniger eng an das Mittel-paar der vorhergehenden Gruppe herangerückt ist. Dann bilden wieder vier Kerne einen mehr oder weniger stumpfen, nach hinten offenen Winkel. Durch das eben beschriebene Paar Zellen sind die beiden mittleren dieser Gruppe vorn auseinander gedrängt. Ihre Kerne sind groß, unregelmäßig oval. Die des nächstfolgenden Paares sind noch größer und breiter oval. Es folgt dann eine nach vorn offene, oft recht spitze V-Figur von den schlank elliptischen Kernen dreier schmaler Zellen gebildet.

Der vordere Teil wird von Zellen gebildet, die wie bereits erwähnt, zum Teil ein Dach über dem Gehirn bilden. Dahin gehören jederseits vier Zellen, deren Kerne je einen einwärts konvexen Bogen bilden. Der größte Kern steht vorn, er ist in die Quere gestreckt oval, medial spitzer als lateral. Auf ihn folgt der drittgrößte von Keilform, medial breit, nach lateral zugeschärft. Der nächste, zweitgrößte, hat eine ähnliche, doch nicht so ausgesprochene Keilform. Der letzte, kleinste, ist oval. Lateral vom dritten Kern dieser Bögen finden wir erst je einen kleinen Kern und dann je einen Bogen von drei mehr oder weniger ovalen Kernen mittlerer Größe, der nach hinten innen konvex ist, und endlich wird mit je einem Paar mittelgroßer, ovaler Kerne der laterale Rand dieser Gruppe erreicht.

Der vordere mediane Teil der Gruppe besteht zunächst aus zwei in die Quere sehr gestreckten, schmalen Kernen, die sich vielleicht den Ästen des hier sich gabelnden vorderen Hauptnerven anschmiegen. Dahinter liegt ein wenig asymmetrisch ein blasser querovaler, unpaarer Kern zwischen zwei knapp mittelgroßen, dunklen Nuclei und endlich wieder hinter dieser Dreiergruppe jederseits dicht an der Medianebene ein kleiner, runder, dunkler Nucleus.

Die Zellen dieser Gruppe sind im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat blaß rosa gefärbt mit einem Stich ins Graue und zeigen meist lang rhombische Formen.

Am praktischsten ist es, sich nun erst über die Gruppe der Riesenzellen zu orientieren. Wie wir bei ihrer Aufstellung bemerkten, ist sie nicht einheitlich. Ihren Hauptbestandteil bilden je fünf große polygonale Zellen  $R_{2-7}$ , die ganz konstante Form und gegenseitige Anordnung zeigen, wie sie nicht nur aus unsrer Figur, sondern auch aus der Fig. 4 bei SALENSKY wohl ersichtlich ist und daher einer näheren Beschreibung nicht bedarf. Die Zellen besitzen ein grob granuliertes Protoplasma, das im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat einen graublauen

blauen Ton hat und dunkler erscheint als der große runde Kern, der einen mehr bräunlichen Farbton zeigt und homogener (weniger grob granuliert) ist als das Protoplasma.

Die kleine Zelle  $R_1$ , die LOHMANN mit der Riesenzellengruppe abbildet, während SALENSKY dies nicht tut, steht wohl eigentlich per nefas hier. Sie macht in der Färbung denselben Eindruck wie die meisten Elemente der rot bezeichneten Zwischengruppe. Die Stellung allein in Verlängerung der Riesenzellenreihe  $R_6$ — $R_2$  nach vorn, annähernd quadratische Form, die, cum grano salis, auch den übrigen Zellen dieser Reihen eignet, und der große runde Kern haben mich bestimmt, vielleicht nicht mit Recht. Damit sind auch die charakteristischen Eigenschaften des Elements und mit ihm die Riesenzellengruppe fertig besprochen.

An die Innenseite dieser fünf Zellen legen sich der ganzen Länge nach drei langgestreckte Elemente, den Zickzackrand ersterer zu einer sanften Kurve abrundend. Diese Zellen  $R_7$ — $R_9$ , von denen wir auch in LOHMANN'S Fig. 4, Taf. IV (1898) (wenn auch nicht ganz korrekt) die ersten beiden abgebildet finden, haben ein graurötlich gefärbtes Protoplasma, das feiner granuliert erscheint als das der andern Riesenzellen, auch heller gefärbt ist als diese, wenn es auch die helle Farbe der Mittelgruppe nicht erreicht.

Die Randzellengruppe schließen wir hier als die großzelligere und daher leichter übersichtliche der beiden noch übrigen Gruppen an und beginnen mit demjenigen Teil, der an der Wurzel der Kapuze liegt.

Es zeigt sich gerade an dieser Partie der Oikoplasten eine eigenartige Asymmetrie. Doch beginnen wir mit dem symmetrischen Teil. Hinter der großen Drüsenzelle liegt in der Mitte des Vorderrandes der Oikoplastengruppe eine große gestreckte, rautenförmige Zelle mit großem, annähernd ovalem Kern. Hinter ihr liegen in der Mittellinie hintereinander zwei mittelgroße Nuclei, der vordere mehr kreisförmig, der hintere queroval (Nr. 2 und 3). Jederseits der vorderen dieser Zellen liegt ein Dreieck runder mittelgroßer Kerne, mit der Basis nach innen (4, 5, 6). An den Kern an der Spitze (6) schließt sich dann ein großer ovaler Nucleus seitlich an, etwas nach hinten verschoben (Nr. 11). Auf der vorderen, schräg nach außen sehenden Kante der so gebildeten paarigen Vierergruppe läuft je eine Reihe von drei querovalen Nuclei herab (12, 14, 15), vor denen zwei große, ebenfalls querovale Nuclei eine parallele Reihe bilden (13, 16). Die letzteren zugehörigen Zellen bilden ein schlankes, stumpfwinkeliges Dreieck,

dessen längste Seite den größten Teil des Vorderrandes der Oikoplastenzone bildet. Neben der erwähnten Zelle 11 liegt dann ein großer runder Kern (18), von dem eine Reihe von vier Zellen beginnt, 18, 19, einem kleinen querovalen, 20 und 21, großen, ebenso geformten Kernen. Die Reihe läuft am seitlichen Rande des beschriebenen Dreiecks nach vorn und außen. Zwischen Zelle 19 und dem Umschlagsrand auf den Rücken (gleich der hinteren Grenze der Zeichnung) finden wir drei Kerne eng beieinander, mittelgroße, von ovaler Gestalt, die rechts bei dem äußeren nicht zum Ausdruck kommt, da er in der hohen Kante steht (Nr. 23, 24 und 25). Nr. 25 tritt schon so tief, daß er fast in die Ebene des Rückenepithels zu liegen kommt (vgl. daher Fig. 1).

Die nun noch übrigen, mittleren Teile unsrer Zeichnung zeigen eine Asymmetrie, die mich zuerst so überraschte, daß ich an der Konstanz des ganzen Mosaiks fast verzweifelte. Doch zeigte sich zu meinem Erstaunen im zweiten, dritten usw. Präparat dasselbe genau ebenso. An die letzte Zelle der Mittelreihe, die wir schon besprachen, schließt sich jederseits ein Kernpaar an, das mit ihr eine Querreihe 8, 7, 3, 7, 8, bildet, von der die beiden äußersten Kerne minutiös sind. Nr. 7 ist jederseits klein, doch stets links beträchtlich größer als rechts. Hinter dieser Querreihe ist nun die Asymmetrie noch auffallender. Hier wird die Mittellinie, deren hinterste Kerne (1, 2 rot) wir schon zur nächsten Hauptgruppe zählen, rechts von zwei großen, querovalen Kernen, 9 und 10, flankiert, denselben entsprechen links je zwei kleine Nuclei (9 und 9a, 10 und 10a), von denen sich 10a durch auffallend hellere Färbung vor den übrigen der Umgebung auszeichnet. Während sich nun rechts an 9 lateralwärts in Nr. 17 ein großer, ovaler Kern anschließt, ist derselbe links durch den kleinen runden Nr. 17 vertreten, doch kann man vielleicht den minutiösen, hinter 18 gelegenen Kern 18a als eine Art Kompensation ansehen. Die hinter 17 gelegenen Kerne 22 sind wieder symmetrisch.

Der Rest der Randzone zeigt völlige Symmetrie.

Sehen wir auf Fig. 1, so erblicken wir jederseits von der Mittelgruppe zu hinterst wieder den Kern 22. Zwischen ihm, der einer etwas höheren Ebene angehört, und die Riesenzellgruppe fügt sich der in Größe und Form 22 sehr ähnliche Kern 27. Dann folgen in einer Reihe, vom Rande der Riesengruppe ein wenig divergierend, die Kernreihen 28, 29, 30. Neben den beiden letzten wird der schon im vorigen Absatz beschriebene Kern 25 sichtbar. Nun sehen wir von dem kleinen Kern 33 zwischen  $R_5$  und  $6$  aus vor dem Kern 30 eine Reihe längsovaler Kerne die Randzone durchqueren (32, 31, 26), von denen der letztgenannte links bereits

auf der Fig. 2 zur Darstellung kam, während rechts neben ihm sogar Nucleus 21 noch fast in die in Fig. 1 gezeichnete Ebene herabreicht. Diese Asymmetrie ist artifizuell, bedingt durch den Druck des Deckglases und eine leichte Verschiebung der Kapuze nach rechts.

Vor der genannten Gruppe bilden die mittelgroßen Kerne 34, 35, 36 ein mit der Spitze nach hinten sehendes Dreieck.

Nun folgt nach vorn zu eine Gruppe meist kleinerer Nuclei. Unmittelbar an den vorderen Teil von  $R_2$  herangerückt findet sich der runde Kern 37, in einiger Entfernung lateral davon der kleine 38, den 39 wie eine Schale umfängt, lateral dann in Quineunxstellung 40, 41, 42, 43, 44, von denen 44 der größte ist. Vorn steht vor der Lücke zwischen 43 und 44 der runde Kern 45, und medial von ihm der größere, breit-ovale 47.

Aus den Kernen weiter vorn können wir uns Querreihen gebildet denken, die vom Rande der Riesengruppe ein wenig schräg nach hinten gerichtet gegen den Lateralrand des Rückenepithels verlaufen. Die erste besteht aus den Kernen 48, 49, 50, 46 und läuft direkt auf den Kern  $E_2$  los, von dem wir unten noch sprechen werden und der über den Seitenrand des übrigen Dorsalepithels vorspringt. Sie beginnt bei  $R_4$ . Am spitzen Ende von  $R_3$  entspringt dann die annähernd parallele Reihe 54, 53, 52, 51 und davor, neben  $R_2$  die Reihe 57, 56, 55. — 54 und 57 sind stets kleinere Kerne. Dann folgt die Reihe 60, 59, 58 — 60 klein, 59 recht groß. Von der folgenden Reihe 61, 62, 63, 64 wird der letzte Kern schon auf der Unterseite fast unmittelbar neben den Kiemen sichtbar. Die folgende 65, 66 können wir eigentlich gleich über 66 auf die Unterseite mit 71 bis an den Vorderrand der Kiemen verfolgen. Vor den Kernen 65, 66 finden wir dann am Rande der Oikoplasten des Rückens noch die Kerne 67 und 69.

Von den Oikoplasten der Unterseite haben wir so bereits die nahe der Kieme stehenden 64, 66, 71 kennen gelernt. Am Rande liegt vor 66, Nr. 68 dicht unter 67, also noch ziemlich weit dorsal. An ihn schließt sich dicht an 62 ein querovaler Kern, so daß beide sich in der Zeichnung partiell decken. Etwas weiter vorn zeigen 70 und 75 ganz das gleiche Verhalten. Mit 72 bildet dann der dahinter nahe der Kieme gelegene Kern 73 eine ganz kurze Reihe. Ihr parallel ebenfalls von vorn nach hinten zieht ein wenig medial die Reihe 77, 80, 71, auch querovale Kerne. Das gleiche gilt von der Reihe 87, 88, 89, 92, die nur noch durch die beiden Zellen 90, 91 von der unterm Endostyl gelegenen verdünnten Partie des Epithels getrennt ist.

Vor den beschriebenen Reihen liegen nun nahe dem Rande 74 und

medial von ihm 76, dann folgt einwärts das Kernpaar 82, 84, weiter zwei von vorn außen nach hinten innen verlaufende Dreierreihen 83, 85, 86 und 93, 94, 95, einwärts vom letztgenannten vermittelt Kern 96 von jeder Seite den Anschluß an den unpaaren medianen 97, mit dem dieselben in flachem Bogen unterm Endostyl die Randzone in sich abschließen.

Die Zellen der Randzone sind meist mehr oder weniger rhombisch. Sie färben sich im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat hellrot, heller und reiner rot als alle übrigen Zellgruppen. Da die Zellgrenzen nicht immer deutlich erkannt werden konnten, fehlen sie auch in der Figur mancherorts.

Wir kommen nun zur Grenzgruppe. Sie beginnt unter der Kapuze mit dem unpaaren Kern 1 in der Medianlinie, in der dann 2, 3, 4 auf 1 folgen, auf den Rücken übergehend (vgl. Fig. 1 und 2). Neben dem querovalen Kern 2 liegt rechts und links Nr. 6 in Fig. 1 und 2 sichtbar. An ihn schließen sich gewissermaßen als Flügel von Kern 3 jederseits 7 und 8, 7 größer und rundlicher als 8. Eben solche Flügel besitzt Zelle 4 in den Kernen 9 und 10. Vor 4 endet die Medianreihe. Hier liegt das minutiöse Kernpaar 11, zu dessen Seiten nun die Schenkel der V-Figur beginnen. Sie werden zunächst gebildet von einer einfachen Reihe von fünf nach vorn an Größe zunehmenden Kernen, neben deren vierten allein innen eine Zelle mit ovalem Nucleus angelagert ist (Reihe 12, 13, 14, 16, 17, Kern 15). Vor 17 liegen in Verlängerung der Reihe 18 und 20. Neben ihnen steht jederseits ein wenig schräg vorn ein kleiner Kern 19 und 21.

Von nun an wird die Kerngröße durchschnittlich geringer. Die nächst anschließende Reihe von drei Kernen verläuft schräg von hinten außen nach vorn innen, in dieser Richtung auch an Größe abfallend (22, 23, 24). Davor findet sich die rhombische Vierergruppe 25, 26, 27, 28 mit dem größten Kern in hinterster Stellung und vor ihr die beiden kleinen Nuclei 29 und 30. Weiter vorn durchquert im sanften, nach hinten offenen Bogen die Kernreihe 31, 32, 33 den ganzen Streif, und vor ihrem inneren Abschnitt liegen die beiden Kerne 34 und 35. In der Kernreihe 38, 37, 36, die den Bogen  $m_{13, 12, 11, 10}$  der Mittelgruppe bis zu den Riesenzellen verlängert, kommen wir dann zu einer wichtigen Landmarke, die in allen Präparaten sehr leicht, ohne Vergleich weiterer Umgebung, kenntlich ist.

Vor dieser Marke tritt eine Differenz schärfer in den Vordergrund, die auch sonst schon bemerklich war, nämlich eine Höhendifferenz in der Lage der Kerne. Besonders ist es eine Gruppe kleiner dunkler

Kerne, die von hier ab sich gegen den Seitenrand der Rückenoioplasten erstreckt, die wesentlich weiter peripher (dorsal) verschoben ist als die Nachbarschaft, 41, 44, 46, 49, 54, 60, 61, 65. Um die etwas unübersichtlichen Verhältnisse dieser Gegend zu analysieren, geht man am besten von zwei großen runden Kernen aus, von denen der eine, 45, nicht weit lateral von der mehrfach erwähnten Marke 36 —  $m_1$ , liegt, der andre, 56, weiter lateral in Verlängerung der Riesenzellreihe, wenn auch von deren Vorderende ein wenig entfernt. Um diese können wir die Gruppierung der andern Kerne etwa folgendermaßen beschreiben: Zwischen 45 und die Marke legt sich eine 45 in sanftem Bogen umfassende Reihe von vier kleinen Kernen, 41, 43, 39, 40. Lateral lehnt sich an 45 ein rautenförmiger Kernvierer 47, 48, 50, 51 mit quergestellter langer Diagonale. Der Kern am lateralen spitzen Winkel 51 markiert zugleich den hinteren Winkel einer andern Raute 51, 52, 53, 55, deren lange Diagonale längsgerichtet ist und der den vorderen äußeren Teil des Raumes zwischen 45 und 56 ausfüllt. Vor 56 liegen dicht beieinander die kleinen Kerne 62, 63, 64, von denen letzterer schon ventralwärts verschoben ist. Den Rest des Dorsalbereiches, d. h. den äußersten vorderen und lateralen Winkel desselben, nehmen die drei Kerne 67, 68 und 69 ein.

Mit den beiden letzten Kernen treten wir schon weit herab gegen die Ventralseite, zu deren Besprechung wir jetzt kommen. Auf derselben werden rechts die Kerne 68 und 69 so deutlich sichtbar, daß sie in Fig. 3 mit eingezeichnet sind. An den vorderen schließen sich drei, an den hinteren zwei Kerne, die infolge der Krümmung des Randes sich teilweise decken und in der Fig. 3 einen förmlichen Klumpen bilden. In jedem liegt ein größerer, querovaler Kern und in der vorderen auch ein schmalerer, dunkler.

Einwärts von diesen Kernklumpen läuft eine schwach gebogene Längsreihe herab, deren dritter Kern auffallend blaß und deren vorderster sehr dunkel und klein ist. Medial grenzt letzterer an die große Zelle 84 mit großem querovalen Kern. Der zwischen 84 und der Randzone gelegene Raum wird durch zwei rautenförmige Vierergruppen gefüllt, mit quergerichteter, langer Diagonale 79, 80, 81, 82 und 85, 86, 87, 91.

Vor 84 und 91 springt jederseits der Mitte das Oikoplastenepithel bogenförmig vor. Die Basis dieses Vorsprunges bildet die Querreihe 83, 88, 92, der an der Stelle seiner größten Entfaltung noch der blasse Kern 89 vorgelagert ist.

Die nun noch übrige Zellgruppe ist ein quergestelltes Oval unter

dem Endostyl, dessen Mitte von dem großen ovalen Kern 98 eingenommen wird. Hinter diesen stehen zwei Zellen 99 und 100, vor ihm nur der blasse runde Kern 97, wie er ja sonst überhaupt nur von einer einfachen Kernreihe umgeben wird. Von vorn nach hinten besteht dieselbe aus dem runden Kernpaar 96, den schmalen, dunklen, ovalen Kernchen 95 hinter denen der runde Kern 93 und weiter der ebenso geformte kleinere, aber blässere 94 folgen. Letzterer schließt dann an die hinteren medianen Kerne an.

Das sind die 446 Kerne des Oikoplastenepithels. Ob sie wirklich alle hierhin zu rechnen sind, lasse ich allerdings dahingestellt.

Als besonders in dieser Richtung fragwürdig können einmal die Zellen  $m_{22}$  gelten, die möglicherweise dem Nervensystem näher stehen. In der Nähe der ventralen Mitte müßten wir ferner erwarten, die dem ventralen Sinnesorgan von *Oikopleura* homologen Zellen zu treffen. Ob die Kerne 94 sich so deuten lassen, scheint mir jedoch mehr als fraglich, da ich den Nervenring, dessen Ursprung dem von *Oikopleura* entspricht, nicht so weit verfolgen konnte. Immerhin sind sie durch beträchtlich abweichendes Aussehen von den andern Nuclei dieser Gegend verschieden.

Die Zellen der Grenzgruppe sind polygonal, meist annähernd viereckig und im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat hellrot, wenn auch dunkler als die der Randzone. Die Zellgrenzen steigen oft von der Oberfläche nicht senkrecht ab, so daß sich Zellen in die Tiefe erweitern, andre verzüngen. Auch die Kerne stehen in einzelnen Zellen mehr central, in andern mehr peripher.

Es zerfallen also die Zellen des Oikoplastenepithels durch Form und Färbbarkeit in verschiedene Gruppen, von denen man danach auch verschiedene physiologische Leistungen erwarten darf. Etwas darüber finden wir bei LOHMANN (1896), er sagt: »Ein von hinten nach vorn ziehender Streif großer Zellen wird median von kleinen würfelförmigen Zellen begrenzt. Über ihnen scheidet sich ja ein großer Sack mit zehn bis elf Schleifen aus« usw.

Leider habe ich diese Verhältnisse nicht genauer untersucht.

Andererseits tritt auch eine Erscheinung hier hervor, die auf denselben Weg leitet. Bei alten Exemplaren finden wir nämlich das ganze Oikoplastenepithel degeneriert. Man sieht von ihm nichts mehr, oder nur hier und da läßt sich ein blaues Körnchen als Rest eines zerfallenen Kernes ansprechen. Es ist diese Eigenschaft der Fritillarien für das Studium der inneren Einrichtung natürlich besonders günstig, in die ältere Exemplare so einen völlig freien Einblick gestatten. Nun

ist aber die Reihenfolge, in der die Erscheinung auftritt, eine bestimmte. Zuerst sind es die Riesenzellen, deren Kerne zerfallen, dann erst folgen die übrigen, von denen besonders die Zellen der Grenzzone dauerhaft zu sein scheinen.

Ähnlichen Altersveränderungen werden wir noch häufig begegnen, sie spielen eine wichtige Rolle für unser Problem und andre Erkenntnisse.

Auffallend und sicher wichtig ist nun, daß einige Zellen stets diesen Prozeß überdauern.

Dahin gehören in erster Linie die Zellen, die wir mit  $E_1$ — $E_3$  bezeichnet haben. Diese Zellen haben blässere Kerne und einen sehr ausgedehnten Protoplasmakörper ( $E_1$  und  $E_2$ ), der nur gegen die Oikoplasten eine scharfe Grenze zeigt, gegen das flache Epithel hin aber so fein sich ausbreitet, daß man die Stelle nicht genau angeben kann, wo er nicht mehr nachweisbar ist. Dies Plasma erhält, wenn es auch meist weniger gefärbt ist als das der benachbarten Zellen, leicht mehr die bläuliche Hämatoxylinfarbe bei der Doppelfärbung.

Die Bedeutung der Elemente ist mir nicht klar. Zunächst schien es mir, daß sie zu den Bildnern der äußeren Körpermembran gehören möchten (s. u.), dann aber muß ich besonders von den Zellen  $E_1$  zugeben, daß ich ohne Vergleichsmaterial nicht ausschließen kann, ob sie nicht möglicherweise den von LOHMANN als Gallertbildner nachgewiesenen großen Zellen entsprechen, die sich bei *Fritillaria formica* und *borealis* finden.

Verlassen wir nun das Oikoplastenepithel und gehen zum übrigen Körperepithel weiter, so treffen wir auf noch sehr unbekanntes Gebiet. Über dies »flache Epithel der Hautschicht« sagt SEELIGER nach Beschreibung der Verhältnisse bei *Oikopleura*: Bei *Kowalevskia* soll das Epithel des Schwanzes aus kleinen, sternförmigen Zellen bestehen, welche über einer homogenen inneren Cuticula liegen (FOL).

Ebensowenig scheint mir die Struktur bei den Fritillarien klargelegt zu sein, wo die Epithelzellen viel weniger zahlreich sind als bei den Oikopleuren. Im Schwanzabschnitt liegen wie bei *Kowalevskia* kleine, sternförmige Zellen über einer homogenen Membran; der Rumpf alter Tiere ist nur von einer dünnen strukturlosen Cuticula bedeckt. In der Jugend liegen auswärts von dieser große, transparente Zellen, welche später zum großen Teil schwinden und nur an manchen Stellen bestehen bleiben. Zwischen den Zellen findet sich häufig eine gekörnte, orange-

gefärbte Substanz (FOL). Im Gegensatz zu den Oikopleuren würde also bei diesen Formen im Ectoderm keine äußere Cuticula, sondern eine Art Basalmembran gebildet werden.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von Flimmerzellen im flachen Epithel der Hautschicht. Bei *Fritillaria megachile* und *Fr. urticans* (Fig. 1, Taf. III) ist der Rand des Ruderschwanzes von einer Wimpersehnur umsäumt, ganz ähnlich verläuft ein Strang stärkerer Cilienzellen bei *Kowalewskia tenuis*. Doch hält FOL diesen letzteren und den den Mund umsäumenden Cilienkranz für Tastapparate. «

Gehen wir zunächst auf diesen letzten Punkt ein, über den wir im Text bei den übrigen neueren Autoren so wenig finden wie über die ganze Epithelfrage, so haben wir doch wieder in LOHMANN'S Figuren ein schönes Material. Bei *Fritillaria borealis* finden wir hier den gleichen Saum sehr kleiner, mit kurzen Härchen besetzter Zellen. Doch bekleidet derselbe hier nicht den ganzen Schwanzrand, sondern zieht sich an demselben vom Beginn der Flosse bis etwa  $\frac{1}{3}$  der Flossenlänge nach hinten. Ferner finden wir je zwei kurze Stücke Saum an der hinteren Ecke jeder Flosse. An derselben Stelle finden wir in der Zeichnung von *Appendicularia sicula* ebensolche Zellen.

Bei *Fritillaria pellucida* zeichnet LOHMANN gleichfalls einen kleinzelligen Saum, doch ohne Flimmern. (In der Tat konnte auch ich nie solche an demselben entdecken.) Auch hier ist der Saum nicht vollständig. Die größten Stücke finden wir am Vorderende des Schwanzes. Ganz frei ist das dritte Viertel (von vorn). Gegen das Schwanzende tritt wieder ein Stück Saum auf. Schon die geringe Übereinstimmung zwischen Dorsal- und Ventralaum (morphologische Position DELAGE-HÉROUARD) läßt darauf schließen, daß es sich nur um Reste einer einst vollständigen Bildung handelt.

In der Tat liegen hier wieder ähnliche Erscheinungen vor wie bei den Oikoplasten, nur daß der Verlust hier offenbar früher beginnt und später vollständig wird als bei jenen. Erst bei ganz alten Tieren traf ich von dem Saum keine Spur mehr, bei den meisten war er am queren Vorderrand der Flosse noch teilweise (acht Zellen dorsal und acht ventral usw.) erhalten. Ein zweiter Prädilektionspunkt ist die Gegend dicht vor den Schwanzspitzen. Mein bestes Präparat, Textfig. IV, zeigt nicht viel mehr als LOHMANN'S Fig. 5, doch mag auch hier bereits ein Defekt vorliegen.

Es liegt nun nahe, hier die Frage aufzuwerfen, kommt dieser Saum vielleicht allen Fritillarien zu. Es wäre sehr wohl denkbar, daß er nur bei ihnen nicht aufgefallen ist, da man auch bei *pellucida* etwa

30 Präparate durchsehen muß, ehe man ihn einmal schön ausgebildet findet.

Für eine allgemeinere Verbreitung spricht auch die Tatsache, daß sich am Rande des Schwanzes von *Oikopleura longicauda* eine Reihe annähernd spindelförmiger Zellen mit runden (nicht wie die übrigen schwach amöbenförmigen) Kernen findet. Auch bei ihnen habe ich jedoch Härchen nicht nachweisen können.

Wenn wir nun nach Erledigung dieser Zellen dem Rest der Epithelfrage näher treten, so möchte ich nicht in die Diskussion eintreten, ohne vorher die Drüsenzellen besprochen zu haben.

Der Körper der Fritillarien zeigt eine Anzahl großer Zellen dicht an oder im Integument, die völlig konstant sind und die man als einzellige Drüsen auffaßt.

SEELIGER sagt von denselben: »Kleine einzellige und meist etwas größere mehrzellige Hautdrüsen sind bei den Fritillarien über den ganzen Körper verbreitet und fehlen auch nicht im Schwanz. Jede Drüsenzelle ist von einer ziemlich konsistenten feinen Membran umgeben, die flaschenförmige Gestalt besitzt. Der Flaschenmund ist nach außen gekehrt und zwischen die indifferenten Ectodermzellen eingeschlossen. Am Grunde liegt der protoplasmatische Zellkörper mit seinem Kern und zeigt ein sehr wechselndes Volum. Oft füllt er nur einen geringen Teil des Raumes und enthält dann höchstens eine kleine Vacuole (FOL), die wohl nur den zu secernierenden hellen Stoff darstellt. Diese Flüssigkeit nimmt dann rasch zu, so daß die Zellmembran ganz ausgefüllt erscheint, entleert sich nach außen, und der Zellkörper schrumpft wieder zusammen. Charakteristisch sind bei *Fritillaria furcata* vier große einzellige Drüsen, welche, im hinteren Schwanzabschnitte gelegen (zwei ventral, zwei dorsal von der Chorda), auf der linken Seite nach außen münden (Fig. 1, Taf. II). An der hinteren Gabelstelle des Schwanzes liegt bei derselben Form eine mehrzellige Hautdrüse, die innerviert zu sein scheint. Eine andre findet sich links vom Hoden und besitzt einen besonderen, langen Ausführungsgang (FOL). Das Secret hat eine ziemlich flüssige, schleimige Beschaffenheit.«

Während ich bei LOHMANN und IHLE über diesen Punkt nichts finde, außer Abbildungen des ersteren, die uns in diesem Falle wertvoll sind, wie ich denn überhaupt manchmal das beschämende Gefühl habe, daß ich wohl die Hälfte hier mindestens ungeschrieben lassen könnte, wenn dieser Forscher seinen reichen Erfahrungsschatz, der aus den

Abbildungen sicher nur teilweise hervortritt, niedergeschrieben hätte, finde ich bei SALENSKY Ausführlicheres.

SALENSKY schreibt: Toutes les glandes sont unicellulaires. C'est à tort que SEELIGER considère la glande qui siège dans la bifurcation de la queue comme glande pluricellulaire. On peut les diviser en quatre catégories suivantes.

1<sup>o</sup> Les glandes du tronc qui sont les plus nombreuses et sont disposées dans le corps.

2<sup>o</sup> Les glandes buccales situées dans les lobes buccaux inférieurs.

3<sup>o</sup> Les glandes caudales médianes, qui, au nombre de deux paires siègent dans la partie postérieure de la queue, et

4<sup>o</sup> La glande caudale terminale.

Aus dem folgenden entnehmen wir einstweilen nur:

Les glandes du corps: Ces petites glandes sont distribuées fort régulièrement dans différentes parties du corps. FOL qui en a donné une description exacte dit: On en trouve une au milieu du feuillet dorsal du capuchon; deux autres sont symétriquement placées en arrière de la lèvre inférieure et au dessous de l'endostyle. Puis viennent deux glandes situées sur les côtés en arrière de la base du capuchon; trois glandes dont une médiane et deux latérales, à la face ventrale en arrière de l'insertion de la queue; et enfin une au milieu du bord postérieur du corps.

Les glandes buccales. . . . On en compte deux. Elles siègent dans chacun des lobes buccaux.

Les glandes caudales terminales. Outre les glandes caudales médianes on trouve encore chez *Fritillaria pellucida* une paire de glandes qui siègent à l'extrémité postérieure de la queue. Bien que FOL ne mentionne pas ces glandes, il les dessine. SEELIGER les considère comme une seule glande pluricellulaire. LOHMANN ne les mentionne point; mais en les dessinant comme deux glandes unicellulaires en donne un figure fort exacte.

Effectivement ces glandes représentent deux glandes unicellulaires et non une glande pluricellulaire impaire comme le suppose SEELIGER. Ces deux glandes que je vais dénommer glandes caudales terminales siègent en dessous du tégument de la queue (fig. 1 *gic*) l'une à sa face ventrale et l'autre à sa face dorsale.

Zur Kritik sei bemerkt: 1) daß FOLS Drüsen: »placées en arrière de la lèvre inférieure et au dessous de l'endostyle«, ausweislich Figuren und Texte beider Autoren mit SALENSKYS Glandes buccales identisch sind. 2) Daß die von SALENSKY in Fig. 1 mit *gt* bezeichnete Drüse

von keinem andern Autor gefunden, auch von mir bei etwa 100 Exemplaren vergeblich gesucht wurde. Es kann sich nur um eine ungenaue Darstellung der Zelle  $E_2$  handeln. 3) Endlich sind die Angaben beider Autoren nicht vollständig insofern, als a. auf der Dorsalseite über den Genitalorganen ein Paar asymmetrischer Drüsen liegt, b. dicht hinter der Schwanzwurzel zwei kleine Drüsen liegen, Figur, c. neben der Drüse des Körperendes jederseits eine Gruppe von vier kleinen Drüsen liegt, d. auf der dorsalen und ventralen Flosse, dicht hinter den großen Drüsen, je eine rechte und linke den terminalen Drüsen völlig gleichende Zellen sich finden. Obwohl nun SALENSKY die glande terminale so breit bespricht, scheint er die andern völlig konstanten deutlichen Gebilde durchaus übersehen zu haben, da er sie in der Figur einfach wegläßt, während wir sie doch schon bei FOL, LOHMANN und RANKIN abgebildet finden. 4) Gibt es noch eine Anzahl Zellen, die in manchen Verhältnissen des Baues, vielmehr fast in allen, den genannten Drüsen sehr ähnlich sind. Von ihnen liegen zwei Paare im Lippenapparat, eins auf der Ventralseite unterhalb und etwas vor dem vorderen Eingang des Oesophagus. Sie werden von FOL und LOHMANN abgebildet, aber im Text nicht erwähnt. Auch letztere Gebilde werden wir als »Drüsen« bezeichnen, aber nur mit dem Wort, da es das übliche ist, nicht mit dessen Sinn.

Nach diesem Referat und Kritik möchte ich eine Darstellung der Drüsenanordnung und Struktur geben, wie sie meine Untersuchungen mir bekannt machten. In Textfig. I sind die in Frage kommenden Zellen alle eingetragen.

Wir unterscheiden danach:

- 1) Die Drüsen der Mundgegend,
- 2) die Drüsen des Mittelkörpers,
- 3) die Drüsen der Magengegend,
- 4) die Drüsen des Körperendes,
- 5) die mittleren Schwanzdrüsen,
- 6) die peripheren Schwanzdrüsen.

Die Unterschiede sind rein topographisch, dem Baue nach unterscheiden sich nur die mittleren Schwanzdrüsen typisch von allen andern. Wir stellen sie daher hier voran.

Die Lage der mittleren Schwanzdrüsen dorsal und ventral von der Chorda, mit Mündung auf der linken, dem Körper zugewendeten Seite des Schwanzes ist bereits so oft beschrieben, daß ich nichts zu wiederholen brauche und nur hinzusetze, daß das eine Paar neben dem siebenten, das andre neben dem achten Muskelkernpaar liegt.

Die FOLSCHE Beschreibung der Drüsenzellen, der dieselben flaschenförmig nennt, stimmt auf diese Zellen am besten. In der Tat stecken sie in einer flaschenförmigen Nische der den ganzen Körper überziehenden Membran. Am Boden dieser Flasche liegt das vacuolierte Plasma mit dem Kern, sich an den Wänden gegen die Mündung emporziehend, während von der Mündung her ein Lumen, sich allmählich verjüngend, bis gegen den Kern vordringt. Letzterer zeigt deutlich dunklere Nucleoli. Dies Verhalten zeigt die Fig. 5 nach einem jungen Tier. Später finden wir wesentlich verschiedene Verhältnisse.

Bei SALENSKY lesen wir, daß das Plasma oft einen amöboiden Fortsatz aus der Drüsenmündung vorschickt. Je nach dessen Größe ist das Aussehen der Drüse natürlich sehr variabel. Eine Darstellung solcher Zellen findet der Leser bei SALENSKY Fig. 9A und LOHMANN Taf. IV, Fig. 6.

Als erster weist auch SALENSKY darauf hin, daß auch die Secretion dieser Zellen interessant sei, da sie außer flüssigem auch ein geformtes Secret bilden. Auch ich habe die von SALENSKY und LOHMANN abgebildeten, sich dunkel färbenden Knollen oder Kugeln in diesen Zellen gesehen. Andererseits habe ich mich an den fixierten Objekten von der Produktion eines flüssigen Secretes nicht überzeugen können, weiß auch nicht, wie SALENSKY das gemacht haben mag.

Aus diesen beiden Eigentümlichkeiten glaubt SALENSKY auf eine doppelte Funktion schließen zu müssen. Von der Annahme einer phagocytären Aufgabe der Zellen sagt er selbst: »Or ce n'est pas qu'une hypothèse qui peut provoquer de nouvelles recherches.« Die Meinung, die knolligen Bildungen seien Excretionsprodukte, die Zellen also Excretionsorgane, kann ich nicht widerlegen, doch hat sie, auf so schwacher Grundlage aufgebaut, nicht mehr Wert als die vorige. Man fragt übrigens, warum die meisten Appendicularien, besonders die großen Oikopleuren, dann schlechter dran sein sollen als *Fritillaria pellucida* und *megachile*.

Ohne eingehende Untersuchung besonders am lebenden Tier ist es wohl etwas verfrüht, hier Hypothesen aufzustellen. Die feste Natur dieser Stoffe aus ihrem Aussehen am fixierten Tier folgern zu wollen, scheint allein schon etwas kühn. Jedenfalls glaube auch ich, daß es sich bei diesen Zellen tatsächlich um Drüsen handelt, was ich bei den übrigen »Drüsen« bezweifle, wie wir gleich sehen werden.

Die Anordnung der übrigen Drüsen ist folgende: ein Paar liegt rechts und links in der (dorsalen) äußeren Membran des Dorsallappens

dicht vor dessen Ursprung, also in nächster Nähe der vordersten Oikoplastenzellen (*Edr*<sub>1</sub> Textfig. I, III<sub>2-4</sub>). Das zweite Paar liegt in der Unterlippe, und zwar in deren hinterer Deckmembran (*Edr*<sub>2</sub>), wenn wir sie uns nach vorn geschlagen denken. In der zurückgeschlagenen, deren Rückwand teilweise dorsal sieht und den ventralen Oikoplasten dicht gegenüber liegt, findet sich *Edr*<sub>2</sub> in dieser dorsalen Membran (Textfig. I, III<sub>8, 9</sub>, Fig. 4). Endlich liegt noch in den Blindsäcken, die sich nach vorn jederseits von der Mundöffnung in das Gewebe des Lippenapparates erstrecken, eine Drüsenzelle, und zwar auf der ventralen Wand dieses Blindsackes. Ihr gegenüber auf der Außenfläche der Unterlippe liegen deren Sinneszellen (Textfig. I, III<sub>5, 6</sub>, Fig. 4). Diese Zelle könnte man also schon zum Pharynx rechnen.

Die Stellung des vierten Paares, etwas vor dem Oesophaguseingang im ventralen Epithel des Körpers, wurde schon vorgebracht. Dieselben sind also vom Rücken her durch eine doppelte Schicht Oikoplasten, denen des Rückens und der Kapuze, bedeckt und oft nicht so leicht sichtbar als manche der andern Drüsenzellen (*Edr*<sub>2</sub> in Textfig. I).

Die beiden andern ventralen Drüsenzellen des Mittelkörpers, die zu beiden Seiten des Oesophagus weit lateral in Textfig. I zu sehen sind (*Edr*<sub>2</sub>), sind von den bisherigen Autoren zur Genüge beschrieben. Das gleiche gilt von *Edr*<sub>6</sub> der dorsalen Drüse der Kapuze (vgl. auch Fig. 2).

In der Gegend des Darmknäuels haben wir jederseits ventral eine Drüse *Edr*<sub>7</sub> und zwischen beiden weiter hinten eine kleine unpaare *Edr*<sub>8</sub>, vor letzterer liegen zwei viel kleinere Drüsenzellen dicht nebeneinander *Edr*<sub>9</sub> (Textfig. I, Fig. 6). Dorsal liegen ebenfalls zwei Drüsen *Edr*<sub>10</sub>, von denen aber die linke kleiner ist als die rechte und weiter nach hinten verschoben ist.

Die Drüsen des Hinterleibsendes bestehen aus zwei großen und acht kleinen Zellen; von den großen liegt eine *Edr*<sub>11</sub> weiter nach hinten, sie gehört der Ventralseite an (typisch), während die weiter vorn gelegene stets die dorsale ist, *Edr*<sub>12</sub>. An dem Hinterende der Drüsen nimmt man je ein dunkles Pünktchen wahr, dessen Kernnatur mir sehr fraglich ist. Die acht kleinen Zellen, die kleinsten Drüsen des Körpers, gehören alle der Ventralseite an, *Edr*<sub>13-16</sub>, sie liegen rechts und links von *Edr*<sub>11</sub>, zu je vier ein dicht gedrängtes Häufchen bildend, doch etwas weiter vorn als *Edr*<sub>11</sub>.

Von den peripheren Caudaldrüsen (Textfig. IV) sind *Edc*<sub>3</sub> die terminalen Schwanzdrüsen SALENSKYS, die dicht vor der hinteren Incisur rechts und links liegen, unmittelbar hinter dem Ende der Muskulatur.

$Dc_1$  und  $_2$  sind zwei Paare, die nahe dem ventralen und dorsalen Rand der Flossen liegen, ebenfalls rechts und links, so daß sie zu der cänogenetischen Symmetrieebene des Schwanzes ebenso symmetrisch gelegen sind wie die mittleren Schwanzdrüsen. Sie liegen stets ein wenig hinter deren letztem Paar.

Den feineren Bau dieser Drüsen untersuchen wir teils an Totalpräparaten, teils an Schnitten.

Die Drüsen der Mundgegend stellt Fig. 3 dar. Wir sehen bei allen um den Kern, der jeweils dunkler ist als das Protoplasma, zunächst einen helleren Hof und dann ein granuliertes Protoplasma. Der Kern enthält einzelne verschieden geformte Nucleoli. Während das Plasma in  $Edr_2$  gegen den Rand scheinbar dunkler wird und mit scharfer Grenze (Membran) umschrieben ist, zeigt es in  $Edr_1$  und  $_2$  ein anderes Verhalten. Der Rand der Zelle ist durchaus undeutlich, das Plasma in der Nähe des Kernes am dichtesten (Fig. 32b bei stärkerer Vergrößerung), zeigt sich gegen den Rand als immer dünnere Schicht, deren äußere Grenze sich kaum bestimmen läßt, und weist eine Reihe kleiner Vacuolen auf. Die deutliche Mündung der Drüse  $Edr_2$ , die als scharfer Ring in Fig. 3 hervortritt, hat in  $Edr_1$  und  $_3$  nicht ihresgleichen, auch scheint  $Edr_2$  dunkler und kleiner.

Die Durchschnitte durch  $Edr_1$  und  $Edr_2$  klären uns sofort über die typische Verschiedenheit auf. In Fig. 30 ( $Edr_1$ ) liegt ein flacher Epithelzellkörper mit flachem scheibenförmigen Kern einer Basalmembran auf, in einer napfartigen Vertiefung derselben. Das Plasma verdünnt sich also nach beiden Seiten und reicht auch noch über die Ränder des Napfes hinweg. Während  $Edr_3$  damit völlig übereinstimmen würde, zeigt  $Edr_2$  (Fig. 8) an Stelle des flachen Napfes eine weithalsige Flasche, das ist aber auch der ganze Unterschied. Indem nun das Plasma hier in der Tiefe liegt, sich nicht so ausbreiten kann, und namentlich seine periphere Ausbreitung, wie Tangentialschnitte lehren, an dem sich verengenden Flaschenhals als dünner Belag aufsteigt, kommt die letztere in der Dorsalansicht nicht zur Geltung, das Plasma erscheint scharf begrenzt, peripher am dicksten, und die in der hohen Kante gesehene Basalmembran erscheint als deutliche Zellmembran und ihr Umschlagsrand in die Flasche als scharfer Ring.  $Edr_2$  ist ganz wie  $Edr_1$  gebaut.

Nicht bei allen Drüsen ist nun die Öffnung so weit wie bei  $Edr_2$ . So hat  $Edr_6$  wie die meisten eine viel engere Mündung. Den Rand derselben kann man in der Flächenansicht Fig. 2 nicht deutlich

erkennen, doch läßt er sich in Fig. 9, einem dünnen Sagittalschnitt, deutlich wahrnehmen. Damit ist auch SALENSKYS Angabe, die Drüsen des Körpers entbehrten der Ausführgänge, widerlegt.

Eine abweichende Modifikation dieses Typus finden wir noch an denjenigen Stellen, wo Drüsenzellen an einer dünnen Körperstelle liegen (Beispiel die terminalen Caudaldrüsen). In der Flächenansicht glaubt man, man habe Drüsen vom Typus *E<sub>dr</sub>1* vor sich (Fig. 16, 17). Nähere Untersuchung auf dem Schnitt zeigt aber, daß die Drüse durch einen Teil der Basalmembran von der Oberfläche abgegrenzt wird, und es handelt sich auch hier um eine Flasche, deren Öffnung in unserem Falle am Hinterende der Drüse (SALENSKY, S. 65) sich öffnet. Der Unterschied würde dann darin bestehen, daß diese Drüsen ihre Flasche meist vollständig füllen und letztere senkrecht zur Körperoberfläche abgeplattet ist. Der diesen Verhältnissen (einer Art Feldflasche) angepaßte Kern erscheint in der Flächenansicht wieder kreisähnlich.

Denselben Bau haben *E<sub>dc</sub>1* und *2*, Fig. 16. Die andern Drüsen zeigen die Modifikationen des Typus *E<sub>dr</sub>2*, und ein Vergleich der von diesem Typus oben besprochenen Flächenbilder und ihrer Erklärung durch den Schnitt wird die Flächenbilder der andern Zellen genügen lassen für die Bildung einer Vorstellung über ihre Struktur. Es sind dargestellt die Drüse vor der Oesophagusmündung, Gl. subpharyngea, Fig. 10 *E<sub>dr</sub>4*, die seitliche des Mittelkörpers, Gl. lateralis, Fig. 11 *E<sub>dr</sub>5*, die Drüsen unterm Darmknäuel, Gl. subgastralis media, Fig. 14 und 6, subgastralis lat., Fig. 12, Gl. parvae, Fig. 6, und im Schnitt Fig. 60 Gl. supragenitalis sinistra, Fig. 15, dextra, Fig. 13. Die Drüsen des Hinterendes Gl. furcalis sup. inf., Gl. minimae, Fig. 7.

Man wird nun einwenden, diese Abbildungen seien alle zwecklos, da nach übereinstimmenden Aussagen der Autoren die Drüsen ihr Aussehen ändern, ihre Flasche bald füllen, bald nicht, oft ganz kleine, oft ganz große Plasmakörper enthalten, oft Vacuolen zeigen usw. Auch ich habe die gleichen Drüsenzellen verschiedene Bilder bieten sehen, möchte darauf aber erst später zurückkommen und hier nur die Angaben früherer Autoren etwas näher ansehen.

SEELIGER sagt vom Zellkörper: »Oft nur füllt er einen geringen Teil des Raumes und enthält dann höchstens eine sehr kleine Vacuole (FOL), die wohl nur den zu secernierenden hellen Stoff darstellt. Diese Flüssigkeit nimmt dann rasch zu, so daß die Zellmembran ganz ausgefüllt erscheint, entleert sich nach außen und der Zellkörper schrumpft wieder zusammen.« SEELIGER selbst hat in Villefranche konserviertes

*Fritillaria*-Material untersucht, seine Angabe beruht also auf FOL und dem gefärbten Präparat.

SALENSKY sagt: Au fur et à mesure de l'accroissement du sécrét qui consiste en un liquide homogène et translucide, les vacuoles isolées se confondent pour former une grosse goutte unique (Fig. 5A) . . . Folgt Beschreibung des Aussehens dieses Stadiums . . . Les sécrétions nouvelles se confondent graduellement avec les sécrétions précédentes. Lorsque la sécrétion ait atteint son maximum elle déroule aux dehors. Folgt die Bemerkung, daß die Körperdrüsen eine Öffnung nicht hätten, die Entleerung also nur vor sich gehen könne durch Zerreißen der Membran, die sich dann sofort schließen müsse. Wie er selbst sagt, hat SALENSKY lebende Tiere nicht beobachtet, seine lebhaftere Schilderung stützt sich also nur auf Beobachtung 'am fixierten Objekt und die Angaben seiner Vorgänger FOL und SEELIGER, also in letzter Linie auf FOL.

Was hat nun dieser am lebenden Tier gesehen: »Le protoplasme présente souvent une petite vacuole dans d'autres cas cette vacuole est grande jusqu'à remplir la plus grande partie de la glande. Finalement elle perce et le protoplasme prend de nouveau une forme régulière au fond de la bouteille.«

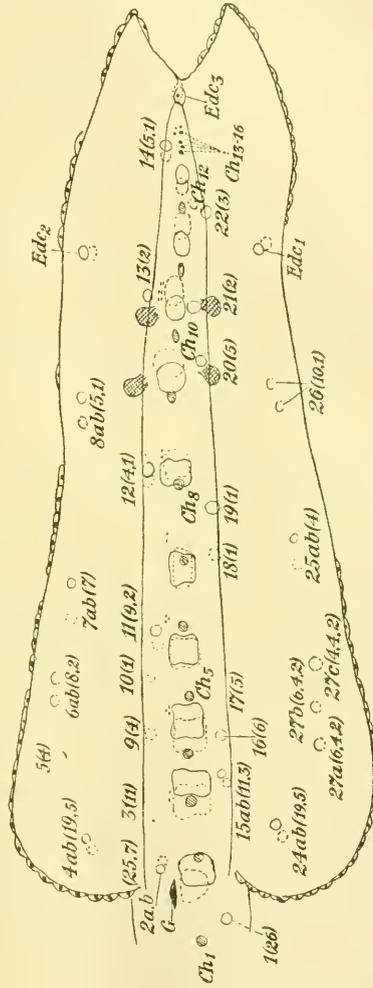
Also auch hier das erste nebeneinander, nicht nacheinander beobachtet, und bezüglich des zweiten wird mir nicht sicher, ob es wirklich beobachtet oder nur erschlossen ist. Wenn das Plasma sich am Grunde der Flasche regelmäßig ordnet, so ist aber doch im Grunde der größte Teil derselben nach wie vor von der Vacuole erfüllt. Diese also zum mindesten nicht völlig durchsichtige Darstellung ist die Grundlage<sup>7</sup> so lebhafter Darstellung, wie sie SALENSKY gibt.

Wir können nun der Frage nicht weiter zu Leibe gehen ohne auch die übrige Epithelfrage aufzurollen. SEELIGERS Angabe hierüber habe ich oben gebracht. SALENSKY schweigt. FOLS Angaben sind dem Inhalt nach von SEELIGER wiedergegeben. Ich muß bekennen, daß ich die Dinge, die FOL abbildet, an meinen Präparaten nie gesehen habe, obgleich ich auch recht junge Individuen zur Verfügung hatte, jüngere als FOL abbildet. Die in der Abbildung dargestellten Blasen mit den Körnchen dazwischen, haben meiner Meinung mit Zellen wenig Ähnlichkeit. Dabei handelt es sich in dem von FOL dargestellten Exemplar schon um ein recht betagtes, ausweislich 1) der Genitalien, 2) der rechts völlig, links fast völlig degenerierten Pericardzellen. Also ist es höchst unwahrscheinlich, daß wir hier noch Reste des Epithels finden.

Fragen wir uns, ob wir nun nicht wirklich etwas vom Epithel wissen können, so müssen wir auf einige Zellen des Schwanzes kommen, die schon häufig abgebildet sind (FOL Fig. 3 Taf. V, RANKIN, Fig. 1, LOHMANN, Taf. IV, Fig. 5, SEELIGER nach FOL), aber sich nicht erwähnt finden, nur SEELIGERS Bemerkung über *Fritillaria* erwähnt sie: »Im Schwanzabschnitt liegen wie bei *Kowalewskia* kleine, sternförmige Zellen über einer homogenen Membran.« Solche Zellen sind sonst dargestellt: von *Appendicularia sicula* LOHMANN, Taf. I, Fig. 13, *Fritillaria gracilis* LOHMANN, Taf. III, Fig. 3a, *haplostoma* ders., Taf. V, Fig. 2, *formici* Taf. VI, Fig. 12, *borealis* Taf. VIII, Fig. 6 und 9.

Während LOHMANN die Zellen bei diesen Formen sehr regelmäßig verteilt zeichnet, liefern sie bei *Frit. pellucida* ein sehr unregelmäßiges Bild. Nur wenige Exemplare sind es überhaupt, an denen man eine größere Anzahl dieser Zellen zu sehen bekommt. Älteren Tieren fehlen sie überhaupt, bei jungen findet man meist nur zwei, vier, fünf Zellen oder dgl.

Zunächst interessierte mich natürlich die Frage, ob es sich um konstante Elemente handele oder nicht. Die regelmäßigen Bilder anderer Fritillarien ließen auf ersteres schließen, auch glaubte ich einzelne Zellen in den verschiedenen Figuren der Autoren deutlich wiederzuerkennen. Waren die Zellen konstant, so mußten sich durch Vergleich die Befunde einzelner Tiere ergänzen lassen zu einem Schema derselben, und es konnten dann im konkreten Fall wohl viele Zellen fehlen, es durften aber keine vorkommen, die dem Schema nicht entsprachen,



Textfig. IV.

Der Schwanz mit seinen Kernen.

Ich gebe zu, daß mein Material für dieses Verfahren reichlich klein war. Ich bin daher der Meinung, daß mein Schema noch nicht vollständig sein mag. Textfig. IV gibt es wieder. Die Zellen sind genau nach ihrer Beziehung zu den Muskelkernen eingetragen.

Zunächst ergibt sich, daß es sich rechts und links um je vier Reihen Zellen, zwei dorsale und zwei ventrale, handelt, von denen die eine dem Mittelteil angehört. Diese Reihen verlaufen neben der Chorda, noch im Bereich der Muskelzellen gelegen, und zeigen eine annähernd alternierende Stellung oben und unten, die andern Reihen, deren Kernstellung sich dorsal und ventral mehr entspricht, folgen dem Außenrand der Flosse in geringer Entfernung. Es handelt sich also um dieselben Zellreihen, wie wir sie aus LOHMANN'S Figur bei *Appendicularia sicula* kennen lernen, und dieselben Stellungsunterschiede der Zellen in beiden. Bezüglich der genauen Bestimmung der Lage ist zu bemerken, daß nur in der Mitte des Tieres, wo dasselbe eine gewisse Dicke hat und beide Muskelreihen zwischen den Epithelzellen liegen, sicher zu sagen ist, ob eine Zelle der rechten oder der linken Seite angehört. In der Flosse ist das bei der Dünne und Durchsichtigkeit derselben nur möglich, wenn sich zwei Zellen rechts und links gegenüberstehen.

Die Lage der Zellen verteilt sich dann so: Am gebogenen Vorder- rand der Flosse finden wir dorsal und ventral ein symmetrisches Zell- paar, nicht weit vom Mittelteil des Schwanzes neben der Muskelzell- lücke I—II. Die ventralen fanden sich beide: fünfmal, außerdem eine zehnmal, die dorsalen beide viermal, außerdem eine derselben neunmal. Die nächste Gruppe von je drei Zellen nimmt den Raum vom Vorder- rand der Muskelzelle III bis zu dem der Muskelzelle IV ein. Die ven- tralen sind gleichmäßig verteilt, unter den dorsalen ist die mittlere näher an die hintere gerückt, doch bleiben die Abstände zu groß, als daß man von der einzelnen Zelle sagen könnte, ob sie rechts oder links liegt. Von den ventralen fand sich die vorderste viermal, die mittlere sechsmal, die letzte dreimal, je zwei der Zellen dreimal, alle drei zweimal. Die dorsale kam vor, die vorderste viermal, jede der andern dreimal, je zwei zweimal, alle drei gleichzeitig habe ich nicht beobachtet. — Es folgt dorsal und ventral neben der Muskelzelle 5 ein Paar. Das dorsale liegt wenig weiter vor. Von letzterem kam eine Zelle zur Beobachtung achtmal, beide zusammen nullmal, von den ventralen eine allein viermal, beide keimmal.

Es folgt je ein Paar unmittelbar vor den großen Drüsen. Vom dorsalen fand sich eine Zelle fünfmal, beide einmal,<sup>5</sup> von den ventralen eine achtmal, beide einmal. Die Reihe wird fortgesetzt von *De*<sub>1</sub> bzw.

$Dc_2$  zu  $Dc_3$ . Würden die Dreiergruppe  $Dr_{5, 6a, 6b}$  und  $Dr_{17a, b, 30}$  jederseits auf ihren Mittelpunkt konzentriert, so würden die Längenabstände ungefähr gleiche sein.

Es ist diese Beschreibung nur so detailliert gegeben, um einen Einblick in die Methode zu ermöglichen. Es ist daraus klar, daß die geringen Abweichungen, die zur Aufstellung der Zellen  $7a$  und  $25a$  und  $6b$  geführt haben, so geringe sind, wie sie auch im Oikoplastenepithel vorkommen. Nur größeres Material mag hier entscheiden. Wenn man bedenkt, daß unter über 150 untersuchten Schwänzen nur 48 überhaupt Zellen, zum Teil nur eine einzige dieser Art zeigten und nur vier Objekte sie leidlich vollständig bis 21 als höchste Zahl erkennen ließen, so ist klar, daß große Mengen Materials zur Erledigung dieser Frage nötig sind.

Danach brauche ich die Zellen der Mediangegend nicht erst zu besprechen, die Frequenzzahlen sind ihnen beigelegt. Dadurch, daß sich hier rechte und linke Zelle unterscheiden lassen, ist an Sicherheit des Resultates gewonnen.

Ich bemerke noch, daß auch RANKIN, LOHMANN und SEELIGER, sowie FOL keine Zelle abbilden, die nicht in unserem Schema stände, und daß nach FOLS Abbildung bei *Frit. megachile*, diese nächstverwandte Form, von der der Autor nur die äußere ventrale und dorsale Zellreihe darstellt, eine ganz ähnliche Zellanordnung zu haben scheint. Übrigens bildet RANKIN deutlich die Zellen  $7a, b$  und  $25ab$  nebeneinander ab, seine Figur beweist also, daß unsre Aufstellung beider Zellen berechtigt war.

Dies alles scheint mir zu ergeben, daß es sich um konstante, wenn auch sehr hinfallige Elemente handelt.

Der feinere Bau dieser Zellen (Fig. 18) ist sehr ähnlich dem der Drüsenzellen, ein flacher, runder Kern in der Mitte, um ihn ein hellerer Hof und dann ein in der Mitte dichteres, nach außen hin weniger färbbares Plasma. In der Oberflächenansicht ist ein Unterschied zwischen diesen und den peripheren Schwanzdrüsenzellen nicht zu sehen. Die Zellen liegen der Membran auf, die sich also als Basalmembran darstellt.

Diese Zellen sind, wie wir sahen, sehr hinfällig, und wir erwarten daher nicht vergebens Stadien der Degeneration in ihnen zu treffen, wenn auch ein Teil vielleicht einfach mechanisch entfernt wird. Als in Degeneration begriffen fasse ich Zellen auf, in denen kein Kern mehr nachweisbar ist, die vielmehr nur aus einem granulierten, reichlich mit Vacuolen durchsetzten Plasma bestehen. Diese Vacuolen finden sich

auch bei gut fixierten Exemplaren. Bei Formolmaterial fand ich nämlich manchmal auch da vacuolisiertes Aussehen, wo es sonst nicht nachweisbar ist. Einzelne große Vacuolen kamen auch zur Beobachtung, Fig. 19, doch war, da der Kern noch intakt war, nicht sicher, wenn auch nicht unwahrscheinlich, daß es sich auch hier um die ersten Anfänge der Degeneration handelt. Als letzte Reste können sich endlich geringe Trümmer färbbarer Substanz an der für eine Zelle typischen Stelle finden.

Wollen wir nun auf die Veränderungen der Drüsenzellen zurückkommen, so müssen wir diese einzeln besprechen.

Es mag zunächst der kleinen Vacuolen gedacht werden. Bildungen, wie in Fig. 32*b*, die sowohl kleine Vacuolen, wie sie nicht ausschließlich für Drüsenzellen charakteristisch sein dürften, als auch der Ausdruck eines Netzes dickerer Plasmastränge sein könnte, habe ich nicht nur an diesen Zellen der Lippen, die ihrem ganzen Bau nach wohl nicht in den Verdacht der Drüsennatur kommen können, und den Zellen  $E_1$  und  $E_2$ , sowie dem Plattenepithel des Pharynx gesehen, sondern auch auf der Membran des nicht von der Hauptmasse der Drüse eingenommenen Teiles der Flasche (Fig. 7).

Diese Bildungen lassen sich schon ihrer ganzen Lage nach nicht als Secretionstropfen auffassen. Auf den Schnitten gut fixierter Drüsenzellen habe ich nie kleine Vacuolen wahrgenommen.

Nun gibt es aber auch große Vacuolen wie in  $Edr_2$ . Die Bedeutung derselben ist ja aber weiter keine, als daß es der nicht von Plasma erfüllte Teil der Flasche ist, der durch die Mündung mit der Außenwelt zusammenhängt. Nun kann die Vacuole verschieden groß, d. h. der Plasmakörper verschieden klein sein. Für  $Edr_6$  habe ich nie ein Fehlen der Vacuole und im allgemeinen bei jungen Exemplaren einen relativ großen (Fig. 2  $Edr_6$ ), bei älteren einen relativ kleineren, mehr auf den Grund der Flasche beschränkten Plasmaleib gesehen. Auch leere Gehäuse sind mir vorgekommen.

Daß die Lippendrüse  $Edr_6$  keine große Vacuole besitzt, wie wir sahen, geht aus unsrer Schilderung bereits hervor, auch SALENSKY sagt: *La sécrétion de ces glandes ne s'accumule pas dans le protoplasma sous forme de vésicule, comme dans les glandes du corps, que nous venons de considérer mais au fur et à mesure de son apparition est emportée au dehors par l'intermédiaire du pore excréteur.* Oder auf Deutsch »ich habe von Secretion nichts gesehen«. Und wenn unser Autor die übrigen Verhältnisse der Körperdrüsen richtig gedeutet

und den Secretionsporus bei ihnen nicht übersehen hätte, so hätte er vielleicht auch von ihnen eine Schilderung gegeben, die wir ähnlich übersetzen könnten.

Was nun die Zustände betrifft, wo in der Flasche sich nur noch ein kleiner Plasmarest findet, so ist derselbe oft, besonders wenn sehr gering, unregelmäßig geformt, homogen und intensiv färbbar, der Kern, wenn noch vorhanden, ebenfalls von unregelmäßiger Form. Wenn ich überhaupt vom fixierten Präparat auf das lebende Tier Rückschlüsse machen darf, so möchte ich versprechen, daß auch ohne unsre Gifflösung solch ein Rest niemals eine Drüse regeneriert hätte.

Ferner fand ich bei meinem jüngsten Individuum eine Zelle *Edr*<sub>5</sub>, die sonst in der Regel eine Vacuole hat, d. h. ihre Flasche nicht ganz ausfüllt, keine Vacuole.

Ein andrer Fall ist der, daß ich in einer Zelle zwei Vacuolen, die normale leere äußere Flaschenhälfte und gegenüber eine kleinere, wenn auch beträchtliche Vacuole fand. Hier kann es sich vielleicht um Degeneration handeln. Die Zellen *Edr*<sub>4</sub> zeigen in der Regel keine Vacuole, was ihrem Bau (gleich *Edr*<sub>1</sub>) entspricht.

So kommen wir zu dem Resultat, daß es eine individuelle Eigenschaft der Zellen ist, wie weit sie ihre Flaschen ausfüllen, und daß sie dies in der Jugend mehr tun als im Alter. Daß die nicht vom Plasma erfüllten, mit der Außenwelt kommunizierenden Teile der Flaschen keine eigentlichen Vacuolen, solche vielmehr selten und wohl nur eine Etappe auf einem der Wege zu dem auch beobachteten Zelluntergang sind.

Besondere Schwierigkeit dem Verständnis bieten die peripheren Schwanzdrüsen. Einmal finden wir bei ihnen häufig Vacuolen geringer Größe, zahlreich und zugleich mit einem Schwund des Kernes, also dasselbe Bild wie bei den kleinen Epithelzellen des Schwanzes. Und genau wie von einer der letzteren in Fig. 19 dargestellt, findet sich gar nicht selten eine große, nach hinten sehende Vacuole, Fig. 20, wobei dann der Kern erhalten oder in Auflösung sein kann. Selten findet sich die Vacuole an der gegenüberliegenden Seite. Dagegen gehören zu den häufigen Vorkommnissen Schwänze, bei denen eine der in Rede stehenden Zellen nur ihr Gehäuse als Urkunde ihrer einstigen Existenz zurückgelassen hat. Manchmal enthalten solche Gehäuse noch schwer definierbare Reste des ehemaligen Bewohners. Hätten wir das Gehäuse nicht, so lägen also die Verhältnisse genau so, wie bei den andern kleinen Epithelzellen. So wie sie sind, sind die Dinge aber schwer zu verstehen.

So finden wir, daß zwischen dem hinfälligen Schwanzepithel und den Drüsenzellen Übergänge bestehen und daß ein prinzipieller Unterschied zwischen all diesen Zellen des ectodermalen Plattenepithels nur darin liegt, daß die sog. Drüsenzellen in mehr oder weniger enghalsige Flaschen versenkt sind, soweit sie nicht an geschützten Stellen (unter der Kapuze im Pharynx) liegen. Dies werden wir leicht als eine Schutzeinrichtung erkennen, die die längere Lebensdauer solcher Zellen erklärt.

Sind nun diese Zellen, die sog. Drüsen und die kleinen Epithelzellen die ganze Epidermis, oder sollen wir denken, daß die Zellen in der Jugend noch zahlreicher waren. Letzteres ist nicht unmöglich, doch nicht wahrscheinlich. Vielmehr werden bei kleinen jugendlichen Individuen die großen Deckzellen von selbst sich näher gestanden haben. Erläuternd mag hier auf die Verhältnisse bei *Oik. longicauda* hingewiesen werden. Wo ein dichtes Epithel ursprünglich ist, wie auf dem Schwanz, ist jeder Defekt von geradlinigen scharfen Grenzen der Nachbarzellen begrenzt. Auf dem Körper aber sind die Zellen selten, auf dem Velum stehen die Kerne weit auseinander, ja der größte Teil des letzteren erscheint fast kernlos, und doch zeigt keine scharfe Grenze der bestehenden Zellen an, daß hier Elemente geschwunden sind. Wir sehen hier also ähnliche Zellarmut, wie sie im Genus *Fritillaria* sich weiter ausgebildet hat.

Ist nun die ganze Basalmembran von einer dünnen Plasmaschicht überzogen? Darüber zu entscheiden, reichen meine mikroskopischen Fähigkeiten nicht. Nehmen wir es an, so wird diese Schicht beim jungen Tier stärker sein. Würde sie beim Absterben Vacuolen bilden, wie die Zellkörper selbst, so könnte das vielleicht Erscheinungen erklären, wie sie FOL am lebenden Tier beobachtete und abbildet, Fig. 1, Taf. V, wie sie aber an fixiertem Material nicht wieder beobachtet wurden.

#### Vorderdarm.

Daß wir den ganzen Vorderdarm, Pharynx und Oesophagus hier zum Ectoderm stellen, beruht darauf, daß das Plattenepithel des Pharynx von dem des äußeren Körpers keine Abweichung, die Flimmerzellen des Pharynx aber wieder von denen des Oesophagus keine Verschiedenheit zeigen. Natürlich bleibt eine solche Zuteilung, die nur auf histologischen Eigentümlichkeiten beruht, einer Kritik durch die entwicklungsgeschichtliche Erfahrung bedürftig. [101] [111] [121]

In der die Einleitung bildenden Orientierung über die Gesamtform unsres Tieres, sagten wir, daß wir als Mundöffnung eine Stelle ansehen, die in der Gegend, wo die Lippen zusammenfließen, durch einen fast

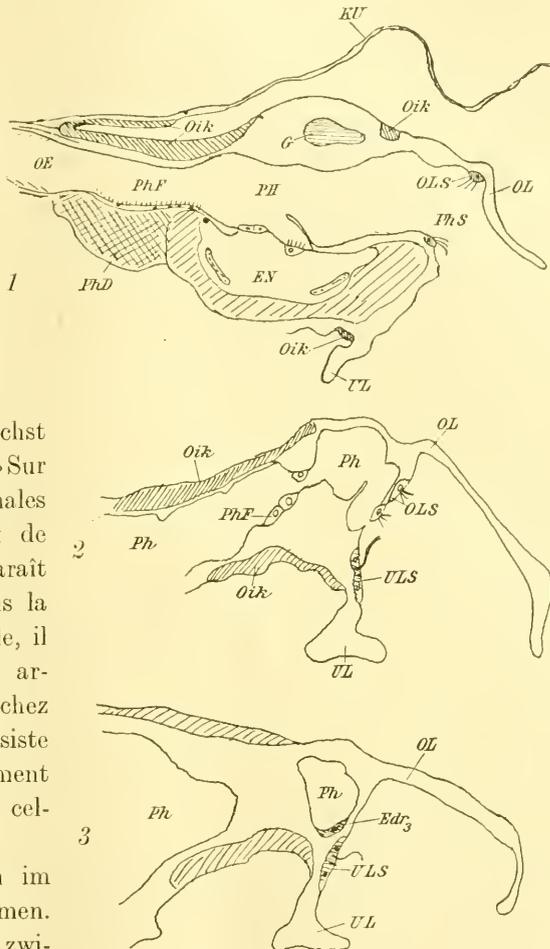
vollständig geschlossenen Ring von Sinneszellen markiert wird (vgl. Textfig. V). Es würden somit diese letzteren passend hier mit abgehandelt, doch wollen wir nicht mit ihnen beginnen, sondern sie später zusammen mit den Sinnesorganen der Unterlippe behandeln. Und wollen beginnen mit dem Epithel von Pharynx und Oesophagus.

Die den Appendicularien insgesamt geltende Beschreibung SEELIGERS ist zu allgemein, um hier vorangestellt zu werden. Es mag also zunächst SALENSKY sprechen: »Sur des coupes longitudinales sagittales le pharynx de *Fritillaria pellucida* paraît ovulaire. Aplati dans la direction dorso-ventrale, il est élargi d'avant en arrière. Ainsi que chez les *Oikopleura* il consiste en parois excessivement minces, composées de cellules fort plates.«

Wir können dem im wesentlichen zustimmen. Nachdem der Raum zwischen den Lippen am Munde die größte Enge erreicht hat, erweitert er sich hinter dem Mundrand

zur Pharynxhöhle, erst stärker, dann allmählicher. Er ist länger und breiter als hoch. Vgl. die Textfig. III und V.

Seine größte Breite liegt über den Kiemen, dann verengt er sich plötzlich, um trichterartig in den Oesophagus überzugehen. Bei der



Textfig. V.

Sagittalschnitte durch den Pharynx und die Lippen. 1 median, 2 durch den lateralen Mundrand, 3 noch weiter lateral. KU, Kapuze; PhF, Flimmerband (oder Bogen).

geringen Dicke der Körperwand gibt Textfig. V einen ganz guten Eindruck der frontalen Ausdehnung.

Das flache Pharynxepithel ist eine direkte Fortsetzung des Epithels der äußeren Haut, zwischen den Sinneszellen hindurch. Eine Abgrenzung beider gegen einander existiert nicht. Somit wäre zu erwarten, daß wir hier wie dort eine Epithelfrage haben. Das sieht auch bei SEELIGER durch, wenn er sagt: »Die Kiemendarmwand (der Appendicularien) besteht im wesentlichen aus einem Plattenepithel, in welchem vielfach bei älteren Tieren die zellige Struktur nicht mehr nachweisbar bleibt, so daß nur eine homogene Membran vorhanden zu sein scheint.« LOHMANN und IHLE geben über diesen wunden Punkt keine Auskunft. Da ist es natürlich besonders schmerzlich, daß SALENSKY diese »cellules fort plates«, die doch recht interessant sind, nicht etwas näher schildert, und wenn er nun schon einmal eine besondere Abbildung dafür nicht spendieren will, die einzigen dieser Zellen, die er abbildet, nicht bezeichnet, so daß sie den, der sie als solche nicht kennt, notwendig irreleiten muß, vgl. IHLE, unten. Übrigens versteht man nicht, warum er in seine, auch sonst verkehrte, Fig. 31 nicht auch die übrigen, in genau gleicher Lage befindlichen Plattenepithelzellen des Pharynx aufgenommen hat!

Aber zum Ernst zurück! Die Plattenepithelzellen des Pharynx stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denen der äußeren Haut überein, nur daß sie nie in Taschen der Basalmembran eingesenkt sind. Es handelt sich also um flache Zellen mit weit ausgebreitetem Protoplasma, so daß es in der Flächenansicht oft schwer fällt, zu sagen, wo die Zelle ihre Grenze hat. Der große meist ovale Kern ist blasser als der der Oikoplasten und zeigt einzelne dunklere Nucleoli ähnlich dem der Unterlippe.

Der als  $Edr_3$  bezeichnete Kern gehört jederseits als erster eigentlich hierher, doch wurde er wegen seiner Annäherung an andre Drüsenkerne und weil er mit ihnen schon bei oberflächlicher Besichtigung ins Auge fällt, dort besprochen. Ein Schnitt durch eine dieser Zellen,  $Ph_1$ , ist dargestellt in Fig. 21. Sie liegt neben dem zwei Zellen breiten Flimmerbogen in einer flachen Vertiefung der Basalmembran. Ein Vergleich mit Fig. 30 lehrt die große Übereinstimmung mit Kern  $Dr_1$  des äußeren Epithels, so daß eine nähere Beschreibung sich erübrigt. Ähnliches zeigen Fig. 22 und 24, auf die wir später zurückkommen.

Außer diesem Plattenepithel beteiligen sich am Aufbau des Vorderdarmes Flimmerzellen. Der hintere trichterförmige, als Oesophagus bezeichnete Teil ist eben dadurch charakterisiert, daß er nur aus solchen

Flimmerzellen aufgebaut ist. »An der (vorderen)<sup>1</sup> Oesophagusöffnung geht die dorsale Wand des Oesophagus in das dorsale, die ventrale Wand in das medioventrale Flimmerband über.« (IHLE.) Das dorsale Band besteht, nach einem kurzen zellreicheren Ursprungslappen, aus einer medianen und zwei lateralen Zellreihen. Es gabelt sich bald spitzwinkelig, wobei aus dem mittleren Streif zwei Zellreihen hervorgehen, so daß jeder der Schenkel zwei Zellreihen enthält, eine mediale schmale mit längeren, und eine äußere, etwa doppelt so breite mit zahlreicheren Zellen (Textfig. VI, Fig. 23). Beide Schenkel, die man Flimmerbögen zu nennen gewohnt ist, ziehen mit immer stärkerer Divergenz nach vorn und wenden sich nun dicht hinter dem Vorderende der Oikoplastenzone abwärts bis auf den Boden des Pharynx, wo sie unter allmählicher Verbreiterung aufeinander zulaufen und sich vereinigen. Zuletzt biegen beide Bänder ein wenig zurück, so daß ihr Verlauf jederseits nach vorn eine leichte Konvexität zeigt, während das stumpfwinkelig dreieckige Feld, das sie zusammentreffend gemeinsam bilden, an seiner längsten, nach vorn gekehrten Seite eine seichte Ausbuchtung zeigt. Die Spitze mit dem stumpfen Winkel sieht nach hinten. An sie setzt sich das ventrale Flimmerband an. Über den Verlauf desselben usw. sagt IHLE: »Kurz hinter dem Hinterende des letzteren (d. h. bald nach dem Ursprung des medioventralen Flimmerbandes aus dem Oesophagus)<sup>1</sup> senkt sich jederseits vom Flimmerband das Niveau des Pharynxbodens, so daß das Band hier auf einem breiten Wulst liegt. Dieser Wulst wird etwas weiter nach vorn schmal und niedrig (Taf. II, Fig. 26—29), um kurz hinter dem Endostyl zu verschwinden. Vielleicht ist derselbe mit dem Gallertsegel von *Megalocercus* zu vergleichen. In bezug auf das Flimmerband selbst ist zu bemerken, daß dasselbe hinten — wo die Erhebung, worauf es liegt, eine beträchtliche Breite besitzt — mehrere Zellen breit ist, während der größte Teil des Bandes viel schmaler ist. Nach SALENSKY besitzt dieser größte Teil eine Breite von zwei Zellen (1904, S. 71); ich beobachtete dies nur auf wenigen Schnitten (Taf. II, Fig. 27), während das Band auf den meisten Schnitten in meinen Präparaten nur eine Zelle breit ist (Taf. II, Fig. 25, 26).«

Wir schließen uns IHLE an: Das ventrale Band beginnt aus dem Oesophagus mit einem zellreicheren Ursprungsdreieck und geht dann einreihig nach vorn bis zur Verbindung mit den Bögen. Vgl. Fig. 23, 24.

Nach dieser allgemeinen Orientierung wollen wir nun auf die Einzelheiten kommen.

<sup>1</sup> Verfasser.

Die Zellen des Plattenepithels verteilen sich folgendermaßen:

Neben den Flimmerbögen, auf ihrem Verlauf an der Dorsalwand des Pharynx finden wir, symmetrisch der inneren Zellreihe angelagert, je einen großen ovalen Kern,  $Ph_1$ , mit Zelle. Derselbe ist mit seiner langen Achse annähernd dem Verlauf des Flimmerbogens parallel gestellt. Die Zelle der rechten Seite schließt eng an die Flimmergrube an, die unmittelbar vor ihr liegt. Oft ist dadurch dieser Kern ein wenig weiter nach hinten gelagert. Derselbe dürfte es auch sein, den SALENSKY bei seiner irrtümlichen Beschreibung des Flimmergrubeneinganges genau bespricht, den er also nicht als einen Plattenepithelkern, wie die andern auch, erkannt hat. Daß die Zelle nichts mit der Flimmergrube zu tun hat, beweist der symmetrische Kern. Diese beiden Zellen sind die einzigen im vorderen Teil des Pharynx. (Einen Schnitt durch die Zelle zeigt Fig. 21.)

Wie nämlich leicht ersichtlich, wird durch die Schlinge der beiden Flimmerbögen der aus Plattenepithel bestehende Teil der Pharynxwand in einen vorderen und einen hinteren getrennt. Letzterer, der dorsal schon durch das dorsale Flimmerband, den gemeinsamen Ursprung der beiden Bögen unterbrochen ist, wird durch das ventrale Band vollends in eine rechte und eine linke Hälfte zerteilt.

Die Plattenepithelzellen dieser beiden Hälften gruppieren sich um jede innere Kiemenöffnung. Die der linken Seite zeigt Fig. 33. Einer,  $Ph_2$ , derselben liegt vorn außen dicht an der vorderen Branchialkerngruppe. Er erscheint schmal und dunkel, da die Zelle sich der aufsteigenden seitlichen Pharynxwand anschmiegt. Wo dieselbe wie in Fig. 3 durch Druck bis auf eine kurze Umschlagfalte reduziert ist, erscheint der Kern ebenso rundlich und hell — da flach —, wie seinesgleichen. Querschnitt dieses Kernes in Fig. 22.

Die zweite Zelle,  $Ph_3$ , liegt der Kieme hinten außen an. Dieser Kern ist sowohl von SALENSKY gezeichnet, der ihn jedoch totschiebt, als auch von IHLE in SALENSKYS Figur und in Wirklichkeit gesehen, und da als Kern des Spiraculum gedeutet, als weiteres Argument gegen SALENSKYS verkehrte Darstellung des letzteren benutzt.

Eine dritte Zelle,  $Ph_4$ , liegt endlich noch auf der Innenseite der Kieme etwas vor deren Mitte, sie gleicht den andern, ist jedoch nur einseitig vorhanden. Auf der andern Seite legt sich die Kiemendrüse in dieser Gegend direkt dem Spiraculum an, ein Verhältnis, das in Fig. 1 angedeutet ist. Auch das Querschnittsbild unsrer Zelle, Fig. 24, gibt eine gute Vorstellung dieser Asymmetrie.

Diese sieben Kerne sind alle, die ich im Plattenepithel des Pharynx finden konnte. Sie sind völlig stereotyp.

Anders liegen die Verhältnisse des Flimmerepithels. Hier ließ sich Konstanz nicht nachweisen.

An den Flimmerbögen ist das innere Band, das an der Seiten- und Ventralwand zum vorderen wird, das konstanter gebaute und zellärmere. Völlig konstante Verhältnisse zeigt es jedoch nur im medioventralen Dreieck. Hier findet sich stets ein medianer unpaarer Kern,  $Phf_1$ , der einen mehr oder weniger scharf gekrümmten, nach vorn offenen Bogen bildet. Rechts und links von ihm liegt ein ovaler Kern,  $Phf_2$ , und vor diesen schmiegt sich jederseits ein schmales, langes Kernehen,  $Phf_3$ . Diese fünf Kerne sind konstant. Vor dem mittleren liegt die Endostylöffnung. Er ist dadurch wichtig.

Der von hier aus nächste Kern der inneren Zellreihe liegt meist da, wo die Bogen auf die Seitenwand abbiegen, der rechte also neben dem Rande der Flimmergrube. Da jedoch die Stelle dieser Umbiegung nicht fixierbar ist, so ist die Ortsbestimmung nur eine annähernde. Der nächste Kern liegt meistens im Bereich von  $Ph_1$ , doch mehr vorn oder hinten. Weiterhin ließen sich Regeln kaum aufstellen, auch ist die Gesamtzahl der Kerne beträchtlich verschieden.

Noch mehr gilt dies für die äußere Reihe. Hier sind selbst medioventral die Verhältnisse unsicher, meist finden wir ventral jederseits von der Mittellinie zwei schräg zur Verlaufsrichtung der Zellreihe gestreckte Kerne von einiger Größe. Die Zahl der übrigen Kerne in dieser Reihe wechselt beträchtlich.

Das gleiche gilt vom medioventralen Flimmerband.

Auch im Oesophagus lassen die Zellen im allgemeinen Konstanz nicht erkennen, auch kaum Spuren einer bestimmten Anordnung. Nur an der Cardia finden wir wieder konstante Zellen. Während SALENSKY die letztere von vier Zellen gebildet sein läßt, beschreibt IHLE sie richtig: »Während ich früher (1906, S. 52) diese Beobachtungen SALENSKYS bestätigen zu können glaubte, hat eine nähere Untersuchung von Quer- und Längsschnitten durch die Cardia mich zu einem andern Ergebnis geführt. Ich finde nämlich, daß die Cardia von zwei hintereinander liegenden Zellringen gebildet wird. Der vordere (Taf. IV, Fig. 64, 66) wird gewöhnlich von vier Zellen gebildet, welche sich vorn an die Oesophaguszellen anschließen, während ihre Hinterfläche sich den Magenzellen und den Zellen des zweiten Ringes anlegt. Die Zellen des vorderen Rings tragen die röhrenförmige, undulierende Membran, welche in die Magenöhle hineinragt und von SALENSKY

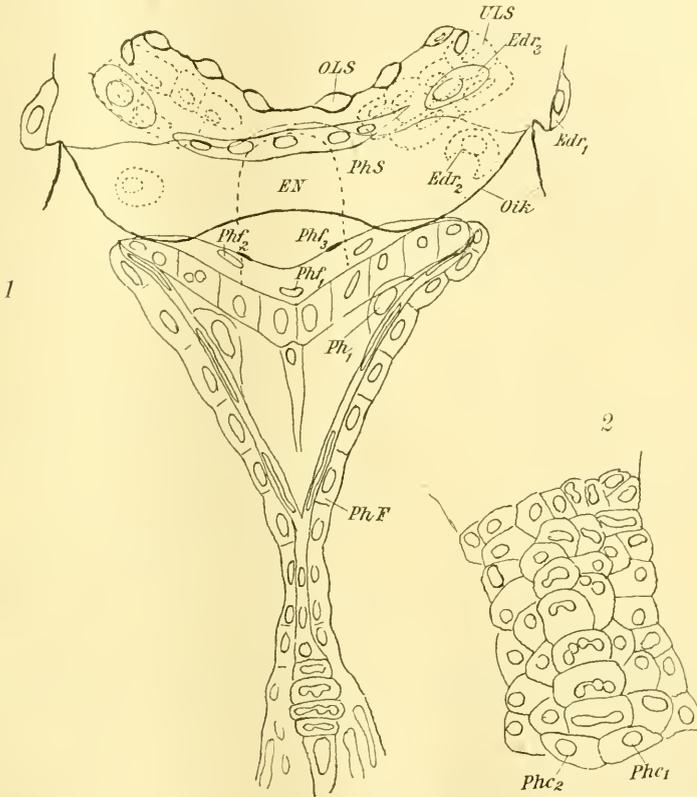
beschrieben wurde. Die Kerne dieses Zellrings besitzen im Querschnitt längliche Gestalt. Der hintere Ring (Taf. IV, Fig. 65, 66) wird meistens, wie mir scheint, von drei Zellen gebildet; sie waren nicht immer gut erhalten und dann nur sehr schwach färbbar. Dieser Ring wird ringsum ganz von Magenzellen umgeben, während seine Hinterfläche dem Magenlumen zugekehrt ist. Seine innere, dem Oesophaguslumen zugekehrte Seite wird bedeckt von der Außenseite der undulierenden Membran, deren hinterer Teil also nur frei in die Magenhöhle hineinragt. Die Zellen des hinteren Ringes besitzen kleine ovale Kerne. Während der vordere Ring zum Oesophagus gehört, können wir den hinteren, der wie die Magenzellen keine Flimmerhaare besitzt, schon zum Magen rechnen. «

Ich kann IHLES Angaben nur bestätigen, die Zellen, die in Frage kommen, finden sich bezeichnet als *Phc*<sub>1-7</sub> in den Fig. 25 *a-c*. Vom vorderen Ring liegen zwei dorsal, eine rechts, die andre links, ebenso zwei ventral. Vom hinteren Ring liegt eine Zelle dorsal, die andern beiden ventral rechts und links. Vgl. auch Fig. 26. Die Flimmerhaare des Oesophagus, im vordersten Teil denen der Flimmerbänder gleich, nehmen nach hinten an Länge zu und erscheinen rückwärts gerichtet. Die Flimmern des vorderen Cardialringes sind zwar von den übrigen des Oesophagus deutlich gesondert, erschienen mir aber in jeder Schnitt-richtung als nur in der Mitte ihrer Länge vielleicht teilweise verklebte Wimperhaare. Daß sie zu einer undulierenden Membran verklebt waren, konnte ich nie beobachten.

Studiert man die Verhältnisse des Flimmerepithels an zahlreichen Objekten, so erhält man Verständnis für den Mangel der Konstanz. Es fällt bald auf, daß die Kerne dieser Zellen sehr verschieden lang sind, daß man unregelmäßige Formen, tiefe Einschnürungen usw. findet, ja häufig, wo man der Symmetrie nach einen länglichen Kern erwartet, zwei kleine runde, in einer Zelle oder in zwei kleinen Zellen trifft. Kurz, es finden sich alle Bilder der direkten Kernteilung mit nachfolgender Zellteilung. Die langen Kerne der Innenreihe sieht man manchmal in drei und mehr Stücke aufgelöst.

Dementsprechend erscheinen natürlich in jungen Individuen die Kerne spärlicher und größer. Dabei glaube ich Andeutungen von Gesetzmäßigkeit wahrgenommen zu haben, die später nicht mehr vorkommen. (Die Jugend dieses Organs geht mit der andrer, z. B. der Oikoplasten, nur allgemein, nicht strikte in jedem Fall parallel.) Von einem interessanten Individuum habe ich Textfig. VI hergestellt. Die ganze medioventrale Gegend zeigt typisches Verhalten. Die Flimmer-

bögen sind interessant durch ihre großen, wenig zahlreichen Kerne, besonders daß die Innenreihe nur drei äußere, deutlich lange Elemente besitzt, ist auffallend. Gehen wir in den gemeinsamen Stamm zurück, so finden wir an dessen Wurzel eine Reihe quergestreckter Zellen mit ebensolchen Kernen, flankiert von wenigen großen Elementen, deren Asymmetrie aber vielleicht darauf schließen läßt, daß auch diese Verhältnisse nicht mehr ursprünglich sind.



Textfig. VI 1, 2.

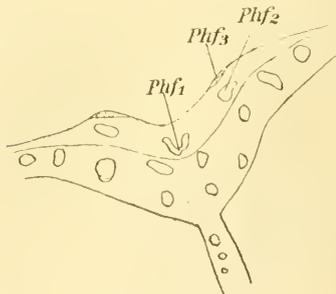
1 Flimmerapparat und Drüsenzellen eines jugendlichen Pharynx. 2 Oesophagus; hinterer Teil von demselben Tier.

Habe ich die breiten mittleren Zellen auch bei einzelnen andern jungen Tieren gesehen, so ist mir die eigentümliche Anordnung der Umgebung sonst nie zu Gesicht gekommen.

Dieses Präparat läßt nun auch im Oesophagus in unmittelbarem Anschluß an die stets konstanten Cardiakerne, eine mediane (Textfig. VI b) Reihe quergestreckter Zellen mit gleichen Kernen eine Strecke

weit nach vorn verfolgen. Ich sah diese Reihe sonst nie, und die Form ihrer Kerne deutet bereits in diesem Fall den Zerfall in kleine rundkernige Zellen an. Unwillkürlich drängt sich der Gedanke auf, handelt es sich hier und bei den breiten Kernen des dorsalen Ursprungsdreiecks nicht vielleicht um die Reste einer breiten, mediodorsalen Zellreihe? Würden jüngere Objekte nicht vielleicht noch viel mehr von einem System im Aufbau des Oesophagus und der Flimmerbänder verraten?

Während nun im Oesophagus auch direkte Längsteilung vorzukommen scheint, schnüren sich die Kerne in den Flimmerbögen und Bändern nur quer zu deren Verlauf durch, so daß die Zahlen im Querschnitt eins für das ventrale, drei für das dorsale Band und zwei für die Bögen streng gewahrt bleibt, Zahlen, die ebenfalls IHLE im Gegensatz zu den irrigen Beobachtungen SALENSKY'S richtig angibt. Hier ist natürlich das Totalpräparat weit beweisender als der Querschnitt, in dem Falten des Bandes und Richtungsfehler leicht Falsches vorspiegeln können. Beispiele dafür kann ich auch in meinen Präparaten finden.



Textfig. VII.

Medioventrales Flimmerfeld des Pharynx.  
Kernvermehrung in der hinteren Reihe.

Eine Ausnahme erfährt diese Regel nur vorn medioventral, wo die vier mittelsten Kerne der hinteren Reihen sich quer zu ihrer Längsrichtung, also schräg zum Flimmerstreif, teilen, wenn sie sich überhaupt teilen. Es entstehen dann Bilder wie Textfig. VII.

Über den feineren Bau dieser Zellen sagt IHLE vom ventralen Flimmerband: »Auf dem Querschnitt ist das Band mehr oder weniger kreisförmig; dorsal trägt es starre Flimmerhaare.« Die gleichen Haare finden

wir auch im Anfang des Oesophagus, im dorsalen Band und den Flimmerbögen. Doch werden wir die Zellen nach der Beobachtung FOLS am lebenden Tier wohl nicht als starr ansprechen dürfen, wenn sie auch den Eindruck im Schnittpräparat hervorrufen. Nur die zur hinteren (äußeren) Reihe gehörigen Zellen des medioventralen Feldes sind nur mit außerordentlich kurzen Härchen versehen. Vgl. Fig. 27 a—c. Die dem vorderen (inneren) Streifen zugehörigen Elemente, *Phf*<sub>1</sub>, <sub>2</sub>, <sub>3</sub>, zeigen dagegen normalen Flimmerbesatz. Auch diesen Unterschied hat IHLE bereits gesehen und beschrieben. Nur war ihm nicht sicher, ob jene hinteren medioventralen Zellen, die er S. 32 als vordere Verbreiterung des ventralen Flimmerbandes beschreibt, nicht

etwa ganz flimmerlos seien. Nur an mit Eisenhämatoxylin gefärbtem HERMANN-Material (nat. Schnitte) konnte ich diese kleinen Härchen mit Sicherheit erkennen. Diese abweichende Beschaffenheit der Zellen setzt sich bis auf die Seitenwand des Pharynx fort. In einem Präparat, das ich auszählte, fand ich sie jederseits der Mittellinie bis zur sechsten Zelle einschließlich. Doch ist das ja in diesem Fall kein sicheres Maß.

Basalkörperchen fand ich weder im Oesophagus noch im Pharynx, doch färbte sich der flimmertragende Teil der Zelloberfläche im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat dunkler rotgrau als die übrige Zellgrenze und das Protoplasma.

Dieselben Variabilitätsverhältnisse wie die Flimmerepithelien des Vorderdarmes zeigen die Sinneszellen des Pharynxeinganges.

Es handelt sich hier um drei Zellgruppen. Eine derselben liegt auf der Unterseite der Oberlippe als eine dem Vorderrand der Oikoplasten parallele Reihe von einzelnen Sinneszellen. Im Sagittalschnitt zeigt sie Fig. 28*a*, Textfig. II und V, sonst ist sie zu sehen in Fig. 1, Fig. 4 und 4*a*, Fig. 29 und Fig. 30, Textfig. III.

Die zweite Gruppe liegt am unteren Rand der Mundhöhle, deren mittlere Partie sie als eine geschlossene Reihe umsäumt. Dabei liegt sie oberhalb des Vorderrandes des Endostyl. Im Sagittalschnitt Fig. 39 ist dies leicht ersichtlich, ebenso ist die Reihe in den Fig. 31 *a, b*, Fig. 4*a* und Textfig. II, III, V zu sehen.

Die dritte Gruppe besteht aus zwei symmetrischen Plaques von großen Sinneszellen, die der Unterlippe aufliegen. Ist letztere wie gewöhnlich noch hinten geschlagen, so ist dieses Epithelstück fast senkrecht aufgerichtet, da es der nach vorn und innen sehenden Oberfläche angehört. Im Querschnitt sehen wir dieselbe in Textfig. III, sonst in Fig. 4*a*, 1, 2, 32*a, b*.

Die Zellen der ersten Gruppe liegen einer querverlaufenden Kante auf, die unter der Oberlippe die Mundöffnung umzieht, Textfig. II, Fig. 4*a*, und in den Saum des ventralen Randes übergeht. Die Anordnung ist dadurch etwas schwierig, daß diese Kante oben vor dem unteren Mundrand liegt und dann, seitlich ziehend und auf die Mundwinkel tretend, sich noch weiter nach vorn biegt, um erst auf der Unterlippe scharf rückwärts zu verlaufen und in den ventralen Mundrand auszulaufen. Vgl. Fig. 4*b*.

Bei jungen Exemplaren fand ich die diesen Saum besetzende Zellreihe aus sechs Zellen gebildet. Sie nehmen nur den dorsalen Teil des

Randes ein. Bei älteren Exemplaren tritt eine Vermehrung ein, besonders an den lateralen Zellen, es überwiegt bei ihnen die Gesamtzahl zehn, doch habe ich auch noch mehr Zellen beobachtet. Dabei verlängert sich die Reihe auf die Mundwinkel, ja auf die Unterlippe, so daß häufig die äußerste Zelle schon dem zurücklaufenden Teil der Kante angehört, also im Flächenbild mit der Nachbarzelle einen Winkel oder mit den Nachbarzellen einen kurzen Bogen bildet. Stets bleibt jedoch zwischen dieser äußersten Zelle und dem ventralen Zellsaum deutlich eine Strecke der Kante zellfrei, Textfig. III.

Die Zellen werden innerviert von jederseits einem besonderen Gehirnnerven, der genau dem Nerven für das Oberlippensinnesorgan der Oikopleuren entspricht. Letzterem ist also diese Zellreihe streng homolog. Der Nerv wird auch von FOL dargestellt.

Betrachten wir eine der hierhergehörigen Zellen von der Fläche (Fig. 29), so haben wir eiförmige, nach beiden Polen spitz ausgezogene Elemente vor uns. Der längliche Kern ist nierenförmig und richtet seine Konkavität nach hinten. In seiner Konkavität finden wir einen dunklen Fleck, hier entspringen die Flimmern, als ein meist auseinander strahlendes Büschel. Näher belehrt uns über dies Verhältnis ein Sagittalschnitt, Fig. 28*a*. In diesem Präparat ist die Wimper graubräunlich gefärbt, der Kern bläulichgrau, das Plasma rötlich mit scharfer, schwarzer Zellgrenze. An der Stelle nun, wo die Wimperhaare eingepflanzt sind, ist die Zellgrenze ungefärbt. Hier fehlt also die dichtere oberflächliche Plasmasschicht, und die Flimmern setzen sich als dickes, rundes Bündel direkt in den Zelleib fort. Dies Bündel erscheint von oben gesehen als grauer Fleck. In Fig. 30 ist derselbe von der Zelle bedeckt, daher scheinen die sichtbaren Flimmern auch weiter getrennt zu entspringen. Basalkörner habe ich nicht gesehen. Vielleicht finden sich feinste, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Körnchen etwas außerhalb des Niveaus der Zellgrenze. Eine sichere Angabe positiv oder negativ liegt nicht mehr im Bereich meines Sehvermögens. Die Wimpern sind meist frei, doch können sie auch verkleben. Vgl. Fig. 28*b*.

Sind auf den äußeren Enden des Bandes durch Teilung kleinere Zellen entstanden, so tritt an ihnen die Nierenform des Kernes nicht mehr so deutlich hervor, sonst gleichen sie den ursprünglichen sechs.

Die Zellen der zweiten Gruppe liegen an unteren Rand der Mundöffnung über dem Vorderende des Endostyl. Bei jungen Tieren (Textfig. VI) handelt es sich oft nur um fünf Zellen, von denen eine median liegt. Jederseits von ihr schließen sich je zwei an. Bei älteren Tieren

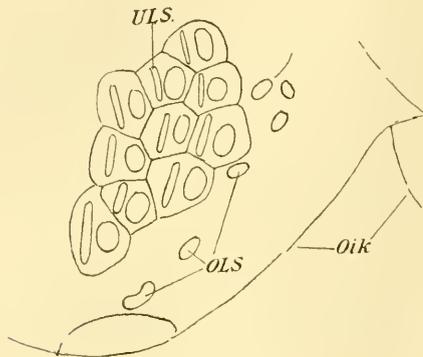
tritt eine Zellvermehrung ein und der so weiter lateralwärts ausgehende Zellsaum nimmt eine nach vorn konkave Form an, entsprechend dem Verlauf der oben beschriebenen Epithelkante. Über die Innervation dieser Zellen konnte ich nichts feststellen.

Die direkte Berührung modifiziert natürlich die Form der Zellen, indem sie ihnen geradlinige Grenzen aufnötigt, nur die äußeren laufen spitz aus. Die Kerne sind oval, bei den meisten Zellen, besonders bei den jungen Tieren groß, und wie mir schien, weniger färbbar als die Nuclei der Oberlippenzellen. Nierenform konnte ich nicht wahrnehmen. Frisch entstandene Kerne sind rund, Fig. 31. Die nie verklebten Flimmern entspringen nicht auf einem kreisrunden, sondern mehr gestreckten (parallel dem Mundrande) Areal, das ebenfalls nach außen vom Kern liegt. Fig. 31 *b* läßt dies erkennen, zugleich auch die Stellung der Zelle am Mundrand, die erklärt, warum wir in der Ansicht vom Rücken, Fig. 31 *a*, nichts von den Ursprungsfeldern sehen. Der Querschnitt läßt über den feineren Bau sonst genau dasselbe erkennen, was wir von den dorsalen Zellen fanden.

Die dritte Gruppe, die Flimmerfelder der Unterlippe, umfassen die größten Zellen. Die Anordnung ist eine von der bei den ersten Gruppen prinzipiell verschiedene, da es sich nicht um eine Reihe, sondern um eine Gruppe handelt. Am häufigsten traf ich sechs Zellen in der Anordnung, die Fig. 31 *a* darstellt. Hinten außen, bei nicht zu sehr nach hinten geschlagener Lippe, sonst dorsal, liegen zwei größere quer-gestreckte Zellen, davor und einwärts (darunter) eine Reihe von vier kleineren Zellen, die etwas länger ist als die der beiden großen. Daß dies jedoch nicht die einfachste Gestaltung der Gruppe ist, lehrt Textfig. VI, wo nur eine Seite die typischen sechs Zellen zeigt. Auf der andern sind zwei der vorderen kleineren Zellen durch eine größere ersetzt. So mag wohl auf noch jüngeren Stadien der Bau noch einfacher sein. Andererseits findet sich häufig die Zellenzahl vermehrt. Die höchste fand ich auf der rechten Unterlippe eines alten Individuums mit zehn Zellen, Textfig. VIII, während auf der andern Seite die Zahl normal war. Hin und wieder findet man bei alten Individuen auch einige dieser Zellen fast zerstört, so daß, wo nicht die typische Gruppe uns entgegentritt, die Deutung unmöglich wird, da Zellvermehrung und Untergang hier zusammenwirken. Immerhin scheint der Zelluntergang hier keine notwendig mit dem Alter eintretende Erscheinung.

Die Zellen haben große ovale Kerne, die in den ursprünglichen großen Zellen langgestreckt sind in der Richtung des Verlaufs der

Zellreihen. Die Nuclei der kleineren Zellen sind kürzer oval und unregelmäßiger. Die langen Wimpern entspringen auch hier von einem in der Flächenansicht dunkel erscheinenden gestreckten Feld, dessen Längsausdehnung die des Kernes erreicht oder übertrifft und im allgemeinen der der Zellreihen parallel ist. Besonders bei älteren Tieren fällt jedoch eine geringe Abweichung auf, die bewirkt, daß die Ursprungsfelder der Flimmern nicht eine Linie bilden, sondern jedes, verlängert gedacht, das folgende dachziegelartig decken. Die Flimmern selbst sind sehr lang und in der Regel verklebt, so daß die von FOL



Textfig. VIII.

Abnorm große Zellenzahl in einer Unterlippensinnesplatte.

und IHLE beschriebenen, den Ruderplättchen der Ctenophoren ähnlichen Bildungen resultieren, die sich nach der Spitze verjüngen. Wir sehen dieselben in Fig. 32b gezeichnet als optischer Schnitt durch eine in der hohen Kante stehende Flimmerzellgruppe. Im optischen Querschnitt erscheint eine solche Flimmerplatte so homogen, daß man sie nicht in die einzelnen Flimmern auflösen kann. Außer diesem verklebten Zustand fand ich jedoch in einzelnen Fällen die Flimmern deutlich isoliert. Oft verhielten sich in derselben Gruppe die Zellen verschieden, doch sind freie Flimmern das seltenere. Das Verhalten des Cilienbusches bei seinem Ursprung in der Zelle entspricht durchaus dem der andern Sinneszellen, wie Fig. 30 nach einem Schrägschnitt leicht erkennen läßt. Auch hier fehlt im Bereich des Ursprungsfeldes die dunkle verdichtete periphere Plasmazone, und ohne deutliche Basalkörper zu zeigen, läßt sich das Bündel in das Innere der Zelle verfolgen.

Aus dieser Schilderung ergibt sich, daß wir uns in wesentlicher Übereinstimmung mit IHLE befinden, der seine und seiner Vorgänger Resultate so zusammenfaßt: Die »Lappen tragen nach LOHMANN (1896, S. 22) Tastzellen sowie Cirren tragende Zellen in charakteristischer Anordnung, während FOL nur von Tastzellen spricht. SALENSKY untersuchte die Tastzellen bei *F. pellucida* auf Schnitten und beschreibt (04, S. 69) an jeder derselben eine unbewegliche ‚cirre tactile‘ und außerdem ein Bündel starker Flimmerhaare. Selbst habe ich auch

nur diese Art auf Sagittalschnitten untersucht und habe an den Lappenrändern Zellen beobachtet, welche lange miteinander verklebte Cilien tragen, die abgeflachte Bündel bilden (Taf. IV, Fig. 60, 61), welche nach FOLS Beschreibung den Ruderplättchen der Ctenophorenembryonen ähnlich sind. Den von SALENSKY beschriebenen Tastfortsatz habe ich nicht wahrnehmen können. « Ich auch nicht, übrigens ebensowenig die mit Karmin stark färbbare Delle. Wie FOL finde ich unter den Tastzellen keinen prinzipiellen Unterschied, wie sich aus Gesagtem ergibt.

Handelt es sich hier nun überhaupt um Tastzellen. Die Ausbildung ruderplättchenähnlicher Organellen, die übrigens, soweit das fixierte Tier erkennen läßt, nicht starr sind, sondern die verschiedensten Bögen machen, stützt diese Auffassung nicht gerade. Auch FOL schildert ihre lebhafteste Aktion. Als Ruder würde der gesamte Apparat jedenfalls eine recht erhebliche Wirkung tun. Die Innervierung spricht nicht dagegen. Die dünnen verzweigten Nerven stimmen mehr zum Bilde einer centrifugalen Bahn. Da wir ferner wissen, daß auf adäquaten Reiz von der Flimmergrube aus eine Umkehr des Wasserstromes im Kiemendarm eintritt, muß eine Innervation der hier beteiligten Effektorgane vorhanden sein. Dies wären einmal die Kiemen, deren gewaltiger Flimmermasse gegenüber der kurze Härchenbesatz der Flimmerbänder für die Gesamtrichtung des Stromes kaum eine Rolle spielen dürfte, während man von dem gesamten Flimmer- und Ruderplättchenapparat um den Mund eine Wirkung wohl erwarten könnte. Übrigens schildert uns FOL, wie auch bei Stromumkehr der innere Flimmerapparat von Pharynx und Oesophagus ihre der Nahrungszufuhr zum Magen dienende Tätigkeit unbeirrt fortsetzen.

### Die Kiemen.

Die Kiemen sind einfache runde Öffnungen, die vom breitesten Teil des Pharynx, und zwar von dessen lateralen Ecken, nach außen führen und auf der Ventralseite münden. Sie sind mit mächtigen Flimmerringen versehen, die einer stets völlig konstanten Zahl von Zellen angehören.

Über die celluläre Zusammensetzung des Organs sagt IHLE: »Auf Totalpräparaten dieser Art beobachtete SALENSKY, daß jede Kiemenöffnung von einem von zwei halbkreisförmigen Zellen gebildeten Ring umgeben wird, deren Kerne an der Vorder- und Hinterseite desselben gelegen sind. Das Studium von Querschnitten lehrt aber, daß jede Kiemenöffnung von zwei übereinander gelegenen Zellringen gebildet

wird, von welchen jeder in den meisten Fällen aus zwei halbkreisförmigen Zellen gebildet wird. An der Vorder- und Hinterseite jeder Kiemenöffnung beobachtet man auf dem Querschnitt die zwei übereinander gelegenen, länglichen Kerne (Taf. II, Fig. 29). Dasselbe zeigt sich auf Totalpräparaten. Bisweilen scheint der Zellring aber aus drei statt aus zwei Zellen zusammengesetzt zu werden, wie auf der linken Seite von SALENSKYS Fig. 31 (Taf. XIV).« Zunächst stimme ich IHLE bei. Die Kerne der Kieme treten auch auf dem Totalpräparat mit klotziger Deutlichkeit hervor, so daß SALENSKYS Angabe einigermaßen unverstänlich bleibt. Dann aber ist der dritte Kern, den IHLE erwähnt, der Pharynxkern,  $Ph_3$ , der zwar konstant, aber unter Umständen im Totalpräparat nicht leicht von den ventralen Oikoplasten zu unterscheiden ist. Wir sprachen schon oben von ihm. Ferner liegen die vorderen Kerne ein wenig auswärts, die hinteren einwärts, so daß sie links sich noch unter dem Bereich der Pharynxdrüsen finden. Drittens handelt es sich nicht um zwei, sondern um drei Zellringe (Fig. 33); außer den beiden großen breitovalen, im Totalpräparat sich teilweise deckenden Kernen der beiden inneren Ringe findet sich noch ein schmaler dritter, dessen Kern ventral von den beiden genannten näher der Mitte der Kieme sichtbar wird. Er ist viel schmaler, aber ebenso lang als die beiden andern Kerne und ihnen parallel gestellt. Während die hintere Kerngruppe der Kieme stets nur diese drei Nuclei aufweist, schmiegt sich unter der vorderen noch ein ganz langer, schmalster Kern an den äußeren Saum der Kiemenöffnung. Er bleibt nicht immer einheitlich, sondern zerfällt manchmal in zwei halb so große Stücke. Seiner Lage nach ist er etwas beweglich gegenüber den drei großen Kernen. Doch gehört er immer dem Vorderrand an und steht nie weit von diesen. Im (Schrag-) Schnitt (aus einem Sagittalschnitt des Tieres) sieht man diese Kerne in Fig. 22. Eine Grenze zwischen den beiden halbkreisförmigen Zellen jedes Ringes habe ich nicht wahrgenommen.

Die Flimmern sind nun in diese Zellen genau in derselben Art eingepflanzt wie bei den Flimmerorganen des Mundeinganges, d. h. sie tragen jede ein Ursprungsfeld, das infolge der Gesamtform der Zellen und ihrer syncytialen Vereinigung kreisförmig in sich zurückläuft. Die Flächenansicht würde man von der Mitte der Kiemenöffnung aus haben.

Die oberste Zelle hat ein relativ schmales Wurzelfeld, doch setzen sich die Flimmerwurzeln durch die ganze Tiefe der Zelle fort. Die Fig. 34 zeigt außerdem, daß der zugehörige Kern flacher, also dem Volum nach kleiner ist als der des zweiten Zellringes. Letztere trägt, wie er, die größten Kerne, hat auch den mächtigsten Flimmerring, doch reicht

die Wurzel desselben nicht sehr tief, ventral jedoch tiefer als dorsal in den Zelleib. Den kleinsten Kern und den kleinsten Flimmerring tragen die untersten Zellen. Es sind nur wenige relativ kurze Flimmern. Die schmale Wurzel reicht durch die ganze Tiefe der Zelle und liegt dorsal über dem Zellkern. Während wir sonst an den Oberflächen deutlich den dunkler färbbaren Saum sehen, fehlt dieser, wo die Flimmerbündel aus den Zellen hervorbrechen. Diese Wurzel erscheint gegen die Basis der obersten und untersten Zelle verjüngt, setzt sich letzterer aber noch breit an, so daß ich das im Querschnitt der Kieme resultierende Bild nicht als dreieckig bezeichnen kann.

Von einer circulär faserigen Struktur der Zellen, wie sie SALENSKY beschreibt, ist natürlich wieder nicht die Rede. Allerdings kann im Flächenbild durch die Ursprungsfelder das Bild konzentrischer Ringe vorgetäuscht werden, da die äußeren enger sind als die inneren. Im Quer- und Frontalschnitt zeigt sich jedoch das zwischen den Ringen der Wurzeln gelegene Protoplasma deutlich granuliert, von Ringfasern ist keine Spur zu sehen, so wenig wie auf Totalpräparaten. Die Flimmerwurzeln lassen dagegen im Frontalschnitt (HERMANN-Eisenhämatoxylin) deutlich, wenn auch erst bei sehr starker Vergrößerung, ihren Aufbau aus feinsten, dunklen, schnurgerade, radiär verlaufenden Fäserchen erkennen. Ob jedes derselben zu einer bestimmten Flimmer in Beziehung stand, habe ich nicht ermittelt. Basalkörnchen habe ich nicht wahrgenommen.

Der eben beschriebene Bau der Kiemenflimmerzellen stimmt so genau mit dem der Flimmerzellen am Pharynx im Prinzip überein, daß ich eine verschiedene Deutung beider für unwahrscheinlich halte. Jedenfalls spricht er für, nicht gegen unsre Auffassung der sog. Tastzellen des Pharynxeinganges, als an der Erzeugung des den Kiemendarm durchsetzenden Wasserstromes wesentlich beteiligter Organe.

Interessant ist, daß sich so dieselbe Zahl der Flimmerringe ergibt wie bei *Oikopleura longicauda*, doch scheint der äußerste bereits in Rückbildung. Die Bedeutung des vierten (schmalen) Kernes am Vorderrand der Kiemenöffnung ist mir nicht klar geworden. Man könnte ihn vielleicht als das Rudiment eines vierten Ringes ansprechen. Wenn nämlich nach IHLE die Oikopleuren drei bis fünf Flimmerzellringe besitzen, so darf man wohl annehmen, daß die ursprüngliche Zahl bei den Copelaten zum mindesten größer als drei war.

Gehen wir zu den Drüsengebilden des Pharynx über und stellen voran

### die Kiemendrüse.

Wir folgen IHLE: »Die Branchialdrüse wurde von FOL (1872) entdeckt, und LOHMANN (1896) benutzte ihr Vorkommen oder Fehlen als Artmerkmal. Diese Angaben sind von SALENSKY (04, S. 72, 73) zusammengestellt, der diese Drüse bei *Fritillaria pellucida* eingehend untersuchte und ‚glandes branchiales‘ nannte, während ich diesen Namen lieber im Singular anwenden möchte. Über die Herkunft dieser Drüse ist SALENSKY (S. 74) nicht ganz ins klare gekommen; er glaubt aber, daß sie aus drüsig umgewandelten Pharynxzellen bestehe. Dieser Auffassung kann ich durchaus beipflichten und halte die Möglichkeit, mit welcher SALENSKY rechnet, daß die Drüse ein Epidermisderivat sei, für ausgeschlossen.

Diese Drüse besteht bei *F. pellucida* nach SALENSKY aus zwei großen, hintereinander liegenden Drüsenzellen. Ich habe dagegen, wenigstens auf einigen Sagittalschnittserien (Taf. IV, Fig. 63), deren drei beobachtet und finde, daß vor den zwei großen Drüsenzellen, welche SALENSKY beschreibt, noch eine kleinere liegt; jede Zelle besitzt einen deutlichen Kern.

Ich finde folgende Sachlage: In vielen meiner Totalpräparate, besonders von jugendlichen Tieren, fand ich deutlich vier Zellen in dieser Drüse. Zu den drei beschriebenen kommt noch eine vierte, so groß wie die von IHLE entdeckte (Fig. 35), die sich zwischen die beiden großen einschiebt. Daß ich diese vierte Zelle in Hämatoxylinpräparaten oft nicht sicher auffinden konnte, ist bei der häufig alles verdeckenden Tinktion der großen Drüsenzellen leicht verständlich. Doch auch auf Schnittserien fehlte diese Zelle von den vieren am häufigsten, ein Fall, der jedoch auch manchmal bei der kleinen vorderen Zelle sich zutrug. Hier zeigten mir nun manche Präparate Erscheinungen, die ich auf Degeneration deuten möchte. In einzelnen Fällen hat sich die kleine vordere Zelle ein wenig von den übrigen abgesondert, dann fand ich sie völlig abgerundet und stark vacuolisiert, manchmal völlig von der übrigen Drüse getrennt. Manchmal fehlt sie gänzlich. Auch die großen Zellen sah ich in einzelnen alten Exemplaren an Volum stark reduziert und vom Hinterende des Endostyl völlig abgelöst, ein ungewohntes Bild bieten. Dabei ließ die geringe Tinktion von Plasma und Kern besonders der vorderen großen Zelle auch auf Veränderung ihres Chemismus schließen. Die beiden kleinen Zellen fehlten in solchen Fällen gänzlich. So habe ich mir die Vorstellung gebildet, daß diese Drüsenzellen wie die Oikoplasten mehr oder weniger hinfällige Gebilde sind, am meisten die kleine mittlere, dann die kleine vordere. Doch kann

auch letztere fehlen und erstere vorhanden sein. Jedenfalls betrachte ich alle diese Zellen als stereotype.

»Diese Drüsenzellen gehören der linken Körperseite an und liegen hinter dem Endostyl an der rechten Seite der linken Kiemenspalte, und legen sich diesem Organ dicht an. SALENSKY hat von ihrer Lage eine schöne, nach einem Totalpräparat angefertigte Abbildung gegeben (Taf. XIV, Fig. 31). Er beschreibt, wie auf Frontalschnitten die Drüse vier Fortsätze zeigt, zwei hintere, welche ‚se soudent à l'ectoderme‘ und zwei vordere, von denen der eine ‚s'accole au pharynx und der andre ‚adhère à l'endostyle‘. Diese Beschreibung kann ich nicht ganz bestätigen. Besondere konstante Fortsätze fand ich nicht. Die vordere Fläche der Drüse grenzt an den Endostyl (Taf. IV, Fig. 60, 61), die linke Seite an die Zellen der linken Kiemenspalte (Taf. II, Fig. 28, 29)<sup>1</sup>. Die ventrale Fläche wird größtenteils von der primären Leibeshöhle umhüllt und liegt zwar hier und dort der Epidermis an, hängt aber nirgends mit derselben fest zusammen, und überall setzt das Integument sich als eine dünne Membran über die Drüse fort. Der links vom medio-ventralen Flimmerkamm liegende Teil der Dorsalfläche der Drüse schaut unmittelbar der Pharynxhöhle zu und wird natürlich nicht von dem dünnen Pharynxepithel überdeckt, da die Drüse selbst ein umgewandelter Teil der Pharynxwand ist. Nur rechts von oben genanntem Kamm breitet die Drüse sich unter das Pharynxepithel aus (Taf. II, Fig. 28). Daß die Drüse ein Pharynxderivat ist, ergibt sich aus dem Studium mancher Präparate, auf welchen die Drüse von ihrer Basalmembran abgehoben ist, welche sich direkt in das Pharynxepithel fortsetzt.«

Ich kann all das nur bestätigen. Letzteren Satz habe ich hervorgehoben. Man macht also an dieser Drüse ganz dieselbe Beobachtung wie an den Plattenzellen des Pharynx und der Epidermis, daß sie auf der membranösen Über- bzw. Auskleidung liegen (vgl. Fig. 21, 22, 24 vom Pharynx und Fig. 8, 9, 30 von der Epidermis), diese Bekleidung also eine Basalmembran ist. Das Bild dieser Drüsen paßt füglich genau in dasjenige, das wir uns vom Aufbau der ectodermalen Epithelien überhaupt gemacht haben.

»Der feinere Bau der Drüse wurde von SALENSKY untersucht. Er unterscheidet nebst Vakuolen auch kleine Körperchen, welche durch ein feines Plasmanetz getrennt sind und das Secretionsprodukt der Zelle darstellen. Von diesen Körperchen sagt SALENSKY folgendes: «On

<sup>1</sup> Vgl. unsre Fig. 35, 24.

aurait pu considérer ces corpuscules comme les vacuoles remplies de substance liquide, si un examen plus attentif des coupes suivantes ne démontrait que c'est une substance spécifique qui est le produit des glandes branchiales. L'examen de cette coupe fait déjà ressortir que ces corpuscules sont beaucoup plus réfringents que les vacuoles» (04, S. 73). Ich habe diesen Unterschied zwischen ‚corpuscules‘ und Vacuolen nicht wahrgenommen und halte diese ‚corpuscules‘ zwar für ein Secretionsprodukt, aber ich glaube, dieselben doch durchaus nicht als Körperchen bezeichnen zu müssen, sondern eben als das wahrscheinlich sehr dickflüssige Secretionsprodukt, welches sich in den Vacuolen des Plasmas ansammelt. SALENSKY glaubt auch, daß die Funktion der Branchialdrüse dieselbe sei wie die des Endostyls und betrachtet das Vorkommen dieser Drüse bei *Fritillaria* als eine Kompensation für die schwache Entwicklung des Endostyls in dieser Gattung.

Auf mit Eisenhämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten sind die Secrettröpfchen deutlich rot gefärbt und durch dünne Plasmastränge voneinander getrennt, Taf. IV, Fig. 63.«

Dies alles kann ich nur bestätigen. Für die kugeligen Tröpfchen fand ich bei Sublimat und Pikrinsublimat-Eisessigfixierung dieselbe Reaktion (Fig. 37). Bei HERMANN-Präparaten dagegen treten die Tröpfchen meist als mehr oder weniger dunkel grüngraue Kugeln bei der obigen Tinktion scharf hervor. Doch fand ich in einigen Präparaten insofern einen Unterschied, als die größten und dem Pharynx nächsten Tröpfchen sich im Gegensatz zur größeren Anzahl der hier relativ hell grüngrauen als Gruppen prachtvoll tief dunkelblau, fast schwarz gefärbte Kugeln darstellen (Fig. 36). Ich muß diese Reaktion als die eines vorgeschrittenen Stadiums des Secretionsproduktes ansehen. Die Zone der schwarzbraunen Kugeln war für jede der vier Zellen einzeln ausgebildet, was an der mittleren kleinen Zelle besonders schön hervortrat.

In dem feinen Plasmanetz, das die Tropfen trennt, konnte ich in Präparaten von mit Pikrinsublimat-Eisessig fixiertem Material bei Färbung mit Eisenhämatoxylin-Eosin kleinste schwarze Granula nachweisen. Oft fand ich zwischen Kugeln und Plasmasträngen einen feinen Spaltraum, wohl entstanden dadurch, daß infolge Schrumpfung der Secrettropfen die Vacuole nicht ganz ausfüllte. Vacuolen ohne Secrettropfen habe ich in geeignet gefärbten Präparaten nicht nachweisen können, sofern keine Zerstörungen usw. im Spiel waren.

Wie IHLE richtig bemerkt, findet man die Kugeln nur in der der Pharynxhöhle zugekehrten Seite der Zelle, d. h. bei der hinteren Zelle links vorn oben, bei der vorderen großen Zelle links hinten oben, bei

der kleinen mittleren Zelle links und bei der kleinen vorderen hinten. So resultiert in der Pharynxwand eine zusammenhängende Stelle, die wir als die weite Mündung der Drüse auffassen können. Übrigens ist IHLES Ansicht nur *cum grano salis* richtig. Einzelne kleine Secrettröpfchen finden sich auch sonst im Plasma auch rechts vom Kern. Die Größe des secretorischen Zellteiles, sowie die Menge der kleinen Tröpfchen im übrigen Plasma fand ich recht variabel, wie auch die mit HERMANN-Eisenhämatoxylin sich bläuenden Tropfen nicht überall nachweisbar waren und die Größe der Tropfen beträchtlich schwankt. Ich glaube, daß es sich hier um verschiedene Stadien der Secretion handelt.

In einzelnen Fällen fand ich am Kern an der dem secretreichen Zellteil zugekehrten Seite amöboide Lappenbildung, die ich für nicht artifiziell halten möchte.

Daß SALENSKYS Anschauung einer gleichen Funktion von Kiemen-drüse und Endostyl irrig sein dürfte, will mir deswegen scheinen, weil die für die Kiemen-drüse typischen Secrettropfen mit ihrer charakteristischen Färbung im Endostyl nie beobachtet werden. Es kann die Kiemen-drüse also auch nicht als Ersatz für den reduzierten Endostyl gelten.

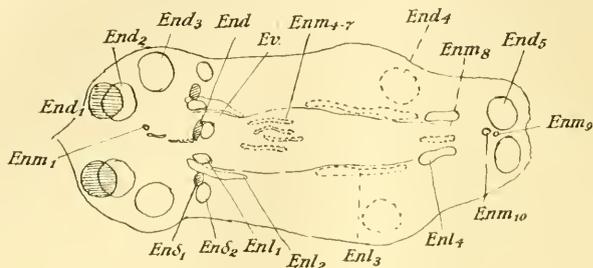
Auch bezüglich des Endostyl kann ich im wesentlichen IHLES Angaben bestätigen. »Der Endostyl ist klein und gekrümmt und fast gänzlich von der Pharynxhöhle abgeschnürt, mit welcher seine Höhle nur durch eine sehr kleine Öffnung kommuniziert. Wir können also am Endostyl einerseits den Boden, anderseits die Seitenwände und das Dach unterscheiden.«

### Der Endostyl.

Über Kern- und Zellzahl erwähnt IHLE nichts genaues. Zu den nach SALENSKY sechs, nach FOL acht großen Zellen in jeder der beiden Längsreihen, die den Boden des Endostyl darstellen, kommen nach ihm noch die Zellen der Seitenwand, die gleichzeitig das Dach bilden und deren Kerne den Drüsenzellreihen angeschmiegt sind, und kleine mediane Zellen, ferner eine hintere mediane Zelle im Dach und eine Zelle im Vorderende eines eigenartigen, vom Dach herunterhängenden Segels.

Um uns nun einen Einblick in die Bauverhältnisse dieses schwierigen Gebildes zu schaffen, gehen wir am besten zunächst zu einer genauen Untersuchung der Kerne vor, die typische Verhältnisse bieten. Auch wir legen die Doppelreihe großer Drüsenzellen zugrunde, die den Boden des Endostyl bildet. Wie die Textfig. IX lehrt, in der alle Endostylkerne eingetragen sind, finden wir in jeder fünf Kerne. Man kann

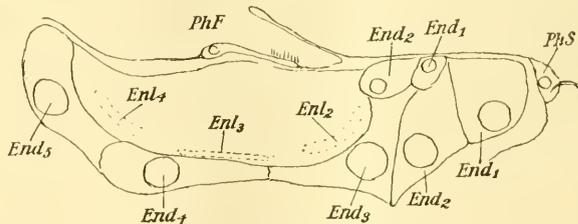
dieselben an jedem leidlich gut differenzierten Totalpräparat beobachten. Den größten Teil bilden die dritte und vierte Zelle jederseits, den vorderen aufstrebenden Teil die erste und zweite, den hinteren die fünfte Zelle jeder Reihe. Vgl. auch Textfig. X nach einem Sagittalschnitt.



Textfig. IX.

Die Zellen des Endostyl nach einem Totalpräparat.

Besonderheiten zeigt nun zunächst das Vorderende. Hier liegen über den Drüsenzellen zwei Querreihen kleinerer Kerne. Die erste  $Enm_0$   $End_1$  besteht aus kleinkernigen Zellen, an deren seitlichen  $En\delta_1$  (Textfig. X, XI b) ich einen wesentlichen Unterschied von den Drüsenzellen im



Textfig. X.

Die Kerne des Endostyl auf einem Sagittalschnitt lateral von der Medianebene.

Plasmabau nicht wahrnahm. Der mittlere liegt bereits unter dem Dach des Endostyl, etwas asymmetrisch. Die zweite Reihe, in Figur IX tiefer, besteht aus fünf Kernen, von denen der mittlere rundlich ist,  $Ev_1$ . Es ist der Kern des Segels. Die bei den folgenden, etwas weiter vorn gelegen, erscheinen Textfig. IX längsoval, der Sagittalschnitt läßt sie rundlicher erscheinen. Sie legen sich eng an die Drüsenzellen an, eine Lage, die wir bei den Seitenwandzellen wieder finden werden, mit denen auch der Protoplasmacharakter übereinstimmt. Die größten sind die lateralen Kerne, die ein wenig queroval erscheinen. Das zugehörige Plasma erscheint dunkler und homogener als das der Drüsenzellen, sonst denselben jedoch sehr ähnlich ( $En\delta_2$ ).

An den Seitenwänden beobachtete IHLE Kerne (im Gegensatz zu SALENSKY), »die entweder dorsoventral gestellt sind, oder in horizontaler Lage dem lateralen Teil der Drüsenzellen aufliegen«. Tatsächlich handelt es sich jederseits um drei Kerne,  $El_2-4$ , von denen einer horizontal den Drüsenzellen aufgelagert ist (Textfig. IX  $El_2$  im Sagittalschnitt, Textfig. XI  $g$  im Querschnitt), die andern beiden auch parallel dem oberen Rande der Drüsenzellen, doch etwas weiter von ihnen entfernt nach vorn bzw. hinten aufsteigen (Textfig. IX  $El_2, El_4$ , Textfig. X im Sagittalschnitt, Textfig. XI  $d, g, h$  im Querschnitt).

Zu den genannten Kernen kommen noch die der Mediangegend, sie liegen vorn und hinten median, unten bilateral. Die medianen Kerne beginnen dicht unter dem rundlich vorderen Recessus, der sich Fig. 39, Textfig. X in die Zellen  $End_1$  etwas hineindrängt mit einem kurz stäbchenförmigen Kern, der in einem eigentümlichen dreieckigen Felde liegt, seiner Zelle. Ihm folgen, zwischen die absteigenden Schenkel der Drüsenzellreihen eingeklemmt, so daß man ihr Plasma nicht sieht, die beiden stäbchenförmigen Kerne  $Enm_2$  und  $Enm_3$ , von denen in Textfig. IX der obere stärker verkürzt ist, während für den unteren die ventralen Teile des Schnittes Fig. 39 zu weit lateral getroffen sind. Vgl. auch Fig. 38  $b, c$ . Die hinteren unpaaren Kerne sind drei, einer an der obersten Spitze der letzten Drüsenzellen etwas nach vorn verlagert, es ist dieses der unpaare Nucleus hinten unter dem Endostyldach, den IHLE erwähnt. Er entspricht wohl dem Kern  $Enm_0$  vorn. Fig. 11  $i$   $Enm_{10}$ . Dicht hinter ihm liegt ein zweites unpaares rundes minutiöses Kernchen, und dann viel weiter abwärts zwischen den Drüsenzellen im hinteren aufsteigenden Schenkel des Endostylbodens der lang stäbchenförmige Kern  $Em_8$ , Textfig. IX, Textfig. XI  $i$ .

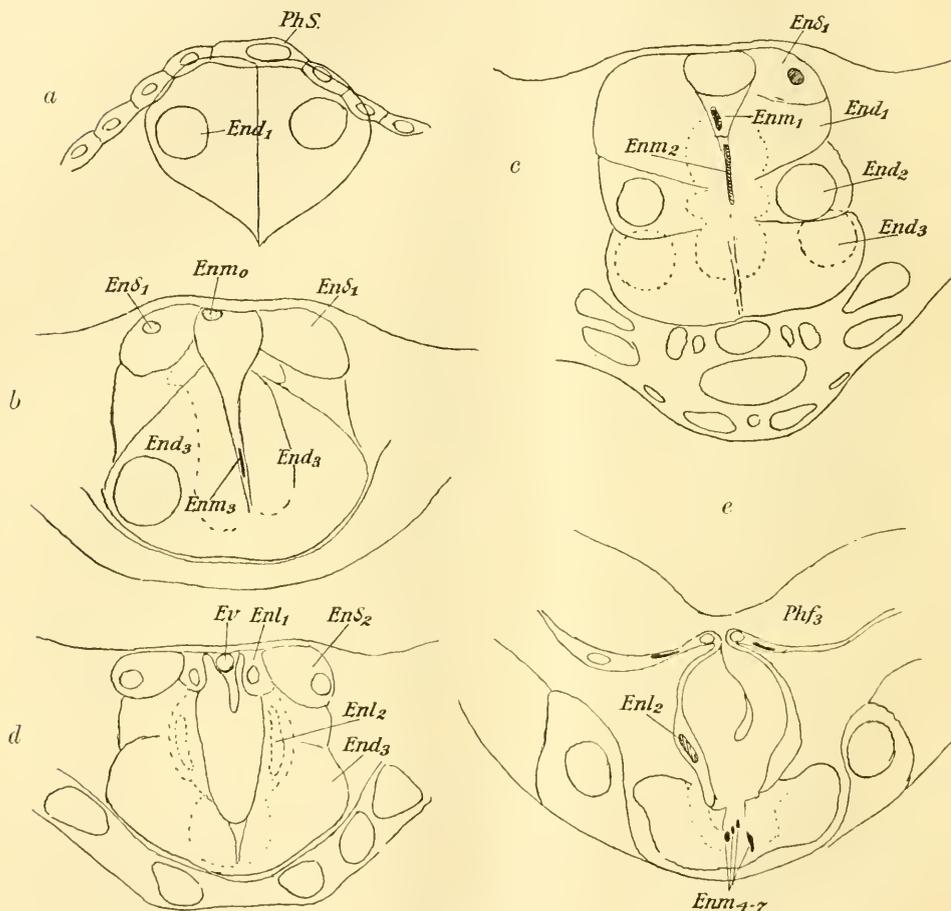
Mitten auf dem Endostylboden finden wir nun vorwärts von den horizontalen Seitenwandkernen vier stäbchenförmige Nuclei in der Art der medianen, zwei zu jeder Seite der Medianlinie, der sie, je nachdem die seitlichen Teile des Endostyl mehr oder weniger auseinander gedrängt sind, sich mehr oder weniger nähern. Textfig. IX, XI  $e$   $Enm_{4-7}$ .

Alle diese kleinen und kleinsten Kerne kamen am Totalpräparat bei stark differenzierter Alaunkarminfärbung heraus. Auf Schnitten von Pikrinsublimat-Eisessig und Sublimatmaterial sind sie natürlich mit jeder guten Färbung nachweisbar.

Nach dem Gesagten hat also IHLE nicht ganz recht, wenn er eine paarige Reihe von Kernen vermutet.

Wenden wir uns zu den diesen Kernen zugehörigen Zellen, so liegen die Verhältnisse in der Mediangegend am schwierigsten. Ein Schnitt

durch die erwähnten vier Kerne, die tiefst gelegenen des ganzen Endostyl, zeigt hier deutlich vier Zellen, jede mit ihrem Kern (Fig. 40 a). Dieselben haben eine nicht unbeträchtliche Höhe, so daß von der Drüsensubstanz unter ihnen kaum eine Spur übrig bleibt. Zwischen

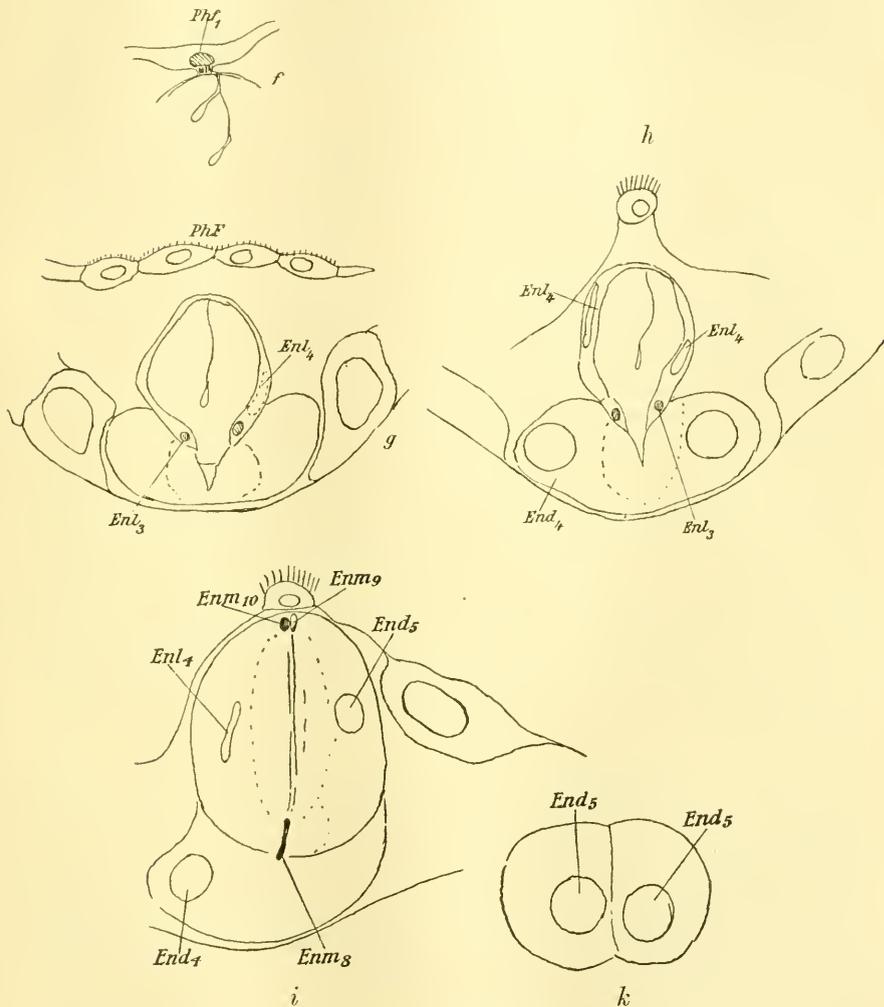


Textfig. XI a—c.

Die Kerne des Endostyl nach einer Querschnittserie.

je den beiden Zellen des rechten und linken Paares liegt ein schwarzer Punkt. Im Längsschnitt erscheint er als dunkle Linie. Die Oberfläche der Zellen ist mit Flimmern besetzt, doch konnte ich mich nicht überzeugen, daß diese alle von dem dunklen Punkt ausgingen. Ich habe für letzteren daher keine rechte Erklärung. Vielleicht ist es eine Schlußleiste. Etwas weiter hinten kann man die vier Zellen noch er-

kennen, sie liegen jedoch in der Mittellinie nicht mehr zusammen. Vielleicht hat sich hier eine andre rein mediane Zelle eingedrängt, doch schien es mir nach dem ganzen Bild möglich, daß der Befund nur ein Ausdruck für das Auseinanderklaffen beider Reihen ist.



Textfig. XI j—k.

Die Kerne des Endostyl nach einer Querschnittserie.

Gehen wir nun zum Vorderende, so finde ich als erste Zelle der Mittellinie, gewissermaßen zum Dach überleitend, *Enm*<sub>0</sub>. Was ich von ihrem Bau ermittelte, stimmt mit dem der Seitenwände überein. Etwas

tiefer liegt  $Enm_1$  in einer hellen, fast ungefärbten Zelle, oben scheint sie den keilförmigen Raum zwischen den Drüsenzellen  $End_1$  ganz einzunehmen, etwas weiter unterhalb, Fig. 41 a. lagen ihr jederseits eine Zelle an, die sie bis auf eine kleine Oberfläche vom Endostyllum abdrängen. Weiter abwärts finde ich diese beiden Zellen unmittelbar benachbart, an der Stelle, wo in der einen der Kern ( $Enm_2$ ) lag, war die andre schmal, und umgekehrt. Ich konnte nicht sicher feststellen, ob auf der Oberfläche jeder dieser Zellen noch ganz klein zwei Zellquerschnitte aufliegen, oder ob der schwarze Punkt, der Querschnitt der dunkeln Linie, diesen Zellen aufliegt, doch glaube ich das erstere Verhalten zu sehen. Weiter unten sind dann die vier Zellen mit Flimmern und Schlußleiste sehr deutlich.

Hinten liegen die Verhältnisse ähnlich, Fig. 41 c zeigt  $Enm_{10}$ , den schon von IHLE beschriebenen Kern des Daches, der  $Enm_0$  vorn entspricht.  $Enm_9$  liegt wie  $Enm_1$  zwischen die Drüsenzellen eingekleilt. Wenig weiter abwärts werden vier oder fünf Zellquerschnitte sichtbar, ich konnte das nicht sicher entscheiden. Nach einem Frontalschnitt zeigt Fig. 41 b, dann das Bild eines Querschnittes durch den Kern  $Enm_8$ , zu dessen Seiten ich jedesmal zwei kleine Zellschnitte mit dem Querschnitt der Schutzleiste wahrnahm. Der nächste Schnitt ist in dieser Figur dem gezeichneten in der Hauptsache gleich. Weiter abwärts machte die Schnittrichtung die Analyse unmöglich. Hier schließen sich eben jene Schnitte an, auf denen ich nicht sicher entscheiden konnte, ob zwischen dem rechten und linken Zellpaar mit Flimmern und Schlußleiste nur eine Lücke klafft oder ob hier ein Zellquerschnitt gelegen ist.

Die vier Zellquerschnitte, die mehrfach erwähnt wurden, lassen sich wohl nur auf die Zellen  $Enm_{4-7}$  beziehen, die also die außerordentliche Länge hätten. Bedecken sie auch noch die Zellen  $Enm_2$  und  $_3$ , was, wie gesagt, nicht sicher ausgemacht werden konnte, so wären sie allein als Träger der Flimmern anzusehen. Zwischen ihnen würde jederseits die Schlußleiste verlaufen, während eine solche an der Grenze gegen die andern Zellen, also die Drüsenzellen oder die medianen Zellen  $Enm_{2, 3, 8}$  fehlt.

Als Zellen der lateralen Wand und des Daches (vgl. über die Form dieser Teile Fig. 38, 39) sehen wir an  $Enm_0$ ,  $Enm_{10}$ ,  $Ev$ ,  $El_1$ ,  $El_{2-4}$ . Während  $Ev$  offenbar eine Ausnahmestellung einnimmt, siehe unten, entsprechen sich  $Enm_0$  und  $Enm_{10}$ , von welcher letzterer und ihrem Zusammenhang mit der Seitenwand Fig. 41 einen Eindruck gibt. Die Seitenwandzellen, um die es sich hier handelt, sind  $El_4$ . Dieselben

decken die Drüsenzellen zu bis auf ein kleines Feld, dem das durch IHLE bekannte Dreieck aufsitzt. Ganz in der gleichen Weise werden die übrigen Drüsenzellen der Reihe nach durch die Zellen  $El_4$ ,  $El_3$ ,  $El_2$  bedeckt. (Vgl. Fig. 41, 40 und 38, 39.) Ganz vorn übernehmen die Zellen  $El_1$  diese Rolle gegenüber den kleinen Zellen  $End_1$  und  $End_2$ .  $Enl_1$  hat nur ein kleines Territorium in der vorderen Ecke der Seitenwand, die gegenseitige Abgrenzung der andern drei Zellen habe ich nicht festgestellt.

Die Zellen des Daches und der Seitenwand haben mit Eisenhämatoxylin deutlich schwärzbare Oberflächenkonturen, aber ein sehr schwach färbbares Plasma, so daß man zwischen der inneren und äußeren Zelloberfläche nur graurötlich gefärbte, granulierte Plasmateilchen in mehr oder weniger geringer Menge sieht. Immerhin ist dies noch wesentlich mehr als bei den Medianzellen, wo außer der Kerngegend in der fein ungrenzten Zelle nur wenige feine Granula wahrnehmbar sind. Die Zellen der Seitenwand und des Daches sind cilienlos.

»Das Endostyldach trägt über der ganzen Länge des Endostyls ein sonderbares Gebilde. Auf dem Querschnitt sieht man nämlich, wie in der Medianlinie ein zarter, kernloser, sich schwach färbender Faden herunterhängt (Taf. IV, Fig. 58 *mb*). Er zeigt an seinem freien Ende eine auf dem Querschnitt dreieckige Anschwellung. Dieser Faden ist aber das Querschnittsbild einer zarten, sich von vorn bis hinten erstreckenden medianen Membran, welche vom Endostyldach frei in die Endostylhöhle herunterhängt und deren freier unterer<sup>1</sup> Rand etwas angeschwollen ist. Dies wird durch das Studium von Längsschnitten (Taf. IV, Fig. 61) durchaus bestätigt. SALENSKY erwähnt dies Gebilde nicht, über dessen physiologische Bedeutung sich nichts feststellen läßt« (IHLE). Den deutlichen, runden Kern dieser Membran *Ev*, den auch IHLE beschreibt, haben wir bereits erwähnt.

Im Endostyldach liegt auch die Öffnung der Endostylhöhle in den Pharynx. Mit Recht erklärt IHLE die Auffassung SALENSKYS für fehlgehend, der die Öffnung am Hinterende des Endostyl gefunden haben will. Er findet sie wesentlich weiter vorn im 10. von 22 Querschnitten durch den Endostyl. Ich fand die Öffnung auf Quer-, Sagittal- und Frontalschnitten. Sie liegt stets unmittelbar vor der medioventralen Zelle der vorderen Reihe der Flimmerbögen (vgl. Fig. 42 nach einem Frontalschnitt. Auch auf dem Sagittalschnitt Fig. 39 ergibt sich dieselbe Lage, desgleichen aus Schnitt 38 *e*). Der Sagittalschnitt läßt

<sup>1</sup> Unterer bliebe besser weg, da die Anschwellung bis in die hintere obere Ecke des Endostyl reicht, wie auch IHLE zeichnet (Fig. 61).

deutlich die Klappe erkennen, die über diese Öffnung sich legt und sich seitlich dem Pharynxboden anheftet. IHLE beschreibt sie richtig und bildet sie in Fig. 61 und 62 ab. Nach meinen Präparaten will mir scheinen, daß ihr Ursprung aus dem Pharynxboden in der Mitte und ganz seitlich etwas nach hinten verschoben ist, so daß etwa folgende Form resultiert . Es werden in dieser Art rechts und links zwei nach hinten offene, flache Taschen gebildet, und Schnitte lehren, daß die Flimmerbögen, die ja auf dem Boden des Pharynx ebenfalls jederseits von der Mitte einen nach vorn konvexen Bogen ziehen, auf eine Strecke weit in diese Taschen treten, also auch von der Falte überdeckt werden.

Die Drüsenzellen bilden, wie gesagt, den größten Teil des Bodens des Endostyls. Die Anordnung der großen Zellen haben wir bereits beschrieben. Jede derselben besitzt einen großen runden Kern in peripherer Lage, die übrigens innerhalb der zum Teil ziemlich langen Zellen eine ganz bestimmte Lage einnimmt, s. Textfig. IX und X.

Das Plasma der Drüsenzellen zeigt, wie IHLE schon angibt, eine Differenzierung in einen peripheren (lateral und ventral gelegenen) Teil, der sich im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat dunkelblau färbt, und einen mittleren, mehr rot gefärbten. IHLE sieht darin den Ausdruck der Ansammlung von Secretstoffen in dem oberen inneren Teil der Zelle. Dem kann man wohl zustimmen.

Jede Drüsenzelle grenzt nur mit einem schmalen Streifen ihres rot färbbaren Teiles an das Endostyllumen und trägt hier jenen von IHLE beschriebenen, im Querschnitt dreieckigen Aufsatz. An denselben grenzen unmittelbar, den übrigen Teil der Drüsenzelle vom Endostyllumen absperrend, die kleinen Wimperzellen der Mediangegend innen, die Zellen der Seitenwand des Endostyls außen (Fig. 38, 40, 41). Der dreieckige Kamm grenzt sich gegen die Drüsenzelle selbst in allen Schnitten durch eine mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Linie ab und läßt im Querschnitt einen Aufbau aus einzelnen Flimmern, Stäbchen oder dergleichen nicht erkennen. Da er jedoch am Pikrin-Sublimat-Eisessigobjekt im Längsschnitt (sagittal), wie IHLE bereits angibt, das Aussehen eines Flimmersaumes bietet, muß er aus aneinander gereihten dreieckigen Plättchen bestehen. Dasselbe lehrt der Frontalschnitt, Fig. 45. Bei dieser Präparationsmethode stehen die einzelnen Plättchen häufig nicht parallel, was den Eindruck als Flimmersaum erhöht. Anders im HERMANN-Präparat, wo auch eine oberflächliche, aus den dunkleren Spitzen der Dreiecke gebildete Linie sichtbar wird (Fig. 44).

Wie deuten wir diesen Apparat? Bei den Flimmerplättchen am Pharynxeingang fanden wir gerade an der Basis derselben keine sich tief schwärzende Linie, sie fehlt, soviel ich sehe, allen andern reinen Flimmerzellen unsres Objekts. Vielmehr treten die Cilien meist direkt in das Plasma der Zelle, in demselben einen Ursprungskörper bildend, der unsern Zellen fehlt. Wenn sich auch unter der schwarzen Grenzschicht eine feinere Granulation der Zelle und ein mehr grauer Farbton geltend macht, so ist diese diffuse Erscheinung den scharf umschriebenen Ursprungskörpern doch keineswegs ähnlich. Dagegen zeigt der Stäbchensaum der Magenzellen dieselbe schwarze Grenzschicht und denselben Farbton wie der dreieckige Kamm der Endostyldrüsenzellen, ihm finde ich letzteren im Längsschnitt (Fig. 44) sehr ähnlich. Ich möchte diesen Saum also eher für die Modifikation eines Stäbchensaumes als eines Flimmerstreifens halten.

Dafür spricht auch, daß dieser Streifen die einzige Stelle einnimmt, wo das Secret der Drüsenzellen in den Pharynx gelangen kann.

Durch den Besitz dieses Stäbchensaumes kennzeichnen sich nun auch Zelle  $En\delta_1$  und  $En\delta_2$  als Drüsenzellen. Somit schlägt sich deren Reihe doch oben wieder ein wenig nach hinten um, wenn auch IHLE SALENSKY'S diesbezügliche Darstellung mit Recht als irrig, als beruhend auf außergewöhnlich schlechter Erhaltung der Formen des zugrunde liegenden Präparates kennzeichnet. Entsprechend der Gesamtordnung der Zellen läuft also auch der Kamm vorn im Bereich von  $En\delta_1$  und  $_2$  eine ganz kleine Strecke nach hinten zurück, wie ein Frontalschnitt durch diese Gegend deutlich zeigt. Hinten steigt er bis zum Endostyldach.

Da die Drüsenzellen, lateral höher als medial, eine Rinne bilden, die sich nach vorn und hinten aufkrümmt,<sup>f</sup> ja, vorn oben eine ganz kurze Strecke scharf zurückgebogen ist, so müssen vorn und hinten im Querschnitt des Endostyl, der in diesen Gegenden oben fast Frontalschnitt der Rinne wird, die lateralen Teile der Drüse als Seitenwände des Endostyl imponieren, wie dies auch IHLE angibt. Nur finde ich, daß mit der Angabe der Krümmung, die sich übrigens auch in andern Endostylteilen ausspricht (vgl. die vier Kerne der Seitenwand, die genau derselben Krümmung folgen), alles gesagt ist,<sup>g</sup> was zu sagen war.

Die tiefe Spalte im hinteren aufsteigenden Ast, die IHLE beschreibt, erscheint mir größtenteils ausgefüllt durch die kleinen Zellen, besonders  $Em_8$  und  $Em_9$ .

### Der Flimmertrichter.

SALENSKY fand ein oralwärts gerichtetes Anfangsstück der Flimmergrube, das IHLE vermißt. Auch ich habe es nie gefunden, und schließe mich letzterem an, wenn er sagt: »Ich fand dagegen, daß die Flimmergrube (Taf. IV, Fig. 48, 49) sich von der Mündung sofort nach oben und hinten erstreckt. Die Mündung wird außerdem wie bei *Oikopleura* von einem Ring von Randzellen umgeben, welche Flimmerhaare tragen, die der Pharynxhöhle zugewendet sind.« In unserm Sagittalschnitt, Fig. 46, tritt dies sehr deutlich hervor. Im ganzen handelt es sich um drei Zellen, die den Rand bilden, wie Totalpräparate mit degenerierten Oikoplasten leicht ergeben und wie die Schnittserien bestätigen (Fig. 23 die Kerne mit roter Linie  $Fe_{1-3}$ , Fig. 47, 46). Die Kerne dieser Zellen erscheinen etwas dunkler als die des Flimmerbandes, ihr Plasma ist schwach färbbar, die Flimmern entspringen am äußeren Rand der Trichteröffnung von einem kleinen Ursprungsfeld, das mir auch hier ringförmig geschlossen schien. Auch hier fehlt an dieser Stelle der sonst mit Eisenhämatoxylin sich deutlich schwärzende Saum, doch ist nur ein kleiner, kurz abgerundeter Ursprungskegel in den Zelleib eingesenkt. Die Flimmern neigen sich schräg über die Öffnung der Flimmergrube.

SALENSKY beschreibt noch eine besondere Zelle am Eingang des Flimmertrichters: »Au bord antérieur de l'orifice par lequel elle s'ouvre dans le pharynx, se distingue une grande cellule munie d'un gros noyau ovulaire; elle corresponde probablement à la cellule basilaire de la fossette vibratile de l'*Oikopleura Vanhoeffeni*.« Diese große Zelle, die, wie aus SALENSKYS Zeichnung zweifellos hervorgeht, dem Hinterrand anliegt, ist die Pharynxzelle 1 rechts und nur nicht als solche erkannt. Da eine symmetrische links steht, liegt besondere Beziehung zum Flimmertrichter nicht vor. IHLE zeichnet dieselbe Zelle in Fig. 48.

Die beiden mächtigen Flimmerzellen liegen einem erweiterten (SALENSKY) unteren Abschnitt des Flimmertrichters an, und zwar ruhen sie auf dem rechten Rand des Eingangsringes, über den sich ihr Körper mit Zelle nach rechts hinaus lehnt. Die hintere der beiden Zellen liegt zugleich etwas dorsal. Die Zellen sind im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat rot gefärbt, lebhaft, mit tief dunkelm, homogen erscheinenden runden Kern. Das Plasma erscheint fein granuliert, nur der dem Flimmertrichter zugekehrte Teil erscheint homogen, graurötlich, wie ein Ursprungsfeld (oder Kegel) des Flimmerbündels, doch hat er diese Beschaffenheit nicht nur in der Verlängerung des letzteren, sondern

auch an den weiter auswärts gelegenen, die rechte Seite des Flimmertrichters umfassenden Teilen. Somit ist die Bedeutung dieser Struktur noch nicht geklärt. Die Flimmern, die, wie SALENSKY bereits angibt, in den Trichter hinein gerichtet sind (also über die Öffnung innen hinweglaufen), sind in ihren basalen Teilen noch zu kompakten prismatischen Gebilden vereinigt (Fig. 46) und lösen sich erst jenseits der Öffnung völlig in einzelne Flimmern auf.

Der noch nicht beschriebene Teil der Wand ist äußerst dünn. Wenn SALENSKY sagt: La portion supérieure de la région médiane se constitue de menues cellules non ciliées, so muß er, sofern es sich nicht hier um den Eingangsring handeln sollte — der aber Flimmern trägt —, ähnliches gesehen haben wie im Pharynx. Der ganze obere Teil des Flimmertrichters enthält nach Ausweis der Totalpräparate und Schnittserien nur einen einzigen rundlichen, blassen Kern.

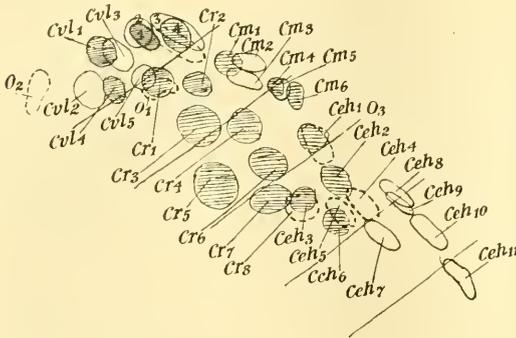
Den Zusammenhang mit dem Gehirn, den SALENSKY bei *Fritillaria borealis* bemerkte, als eine »soudure«, konnte ich bei *Fritillaria pellucida* in diesem Sinn auch nicht finden. Doch gibt es im Gehirn eine Gruppe von drei Zellen, von denen Fortsätze an die Grube herantreten. Diese sind in der Fig. 47 nach einem gepreßten Totalpräparat nicht eben deutlich. Wir müssen also die drei Zellen als Riechzellen ansehen. Ich komme auf diesen Punkt und seine Parallelen beim Gehirn zurück.

### Das Nervensystem.

Bei der Kleinheit der Elemente läßt sich über den feineren Bau des Nervensystems und den Verlauf seiner Bahnen leider nichts genaues aussagen. Zwar herrscht überall Zellkonstanz, aber die Beziehungen der Zellen zueinander konnte ich nicht erkennen. Ich bespreche daher die Teile vom Gehirn zum Schwanz fortschreitend.

Das Gehirn besteht aus 38 Zellen, zu denen noch die der Sinnesblase kommen. Letzterer liegt es auf der dorsalen, rechten und hinteren Seite an, die ganze linke Hälfte der Sinnesblase und ihrer Unterseite ist nur von einer dünnen Membran gebildet, die SALENSKY richtig beschreibt. Dieser dürften als Kerne die Nuclei  $O_2$  und  $O_3$  angehören, die der Membran eng anliegende, stark abgeflachte Elemente darstellen. SALENSKY nennt den Otolith »semilunaire«. Über die natürliche Form des Otolithen  $O_1$  konnte ich mir an meinen Präparaten keine sichere Anschauung bilden. Er liegt stets im vorderen rechten Teil der Blase, etwa gerade unter der Zelle  $Cr_1$  (die wir bald kennen lernen werden). Sinneshaare konnte ich an keiner der die Blase

begrenzenden Zellen erkennen. Fäden, die ich im Totalpräparat zu erkennen glaubte, stellten sich bei näherer Untersuchung als Falten der Blasenwand dar. Die Deutung des Apparates als Oto- bzw. Statocyste stößt also auf Schwierigkeiten. Daß auch die Resultate älterer Autoren keineswegs als sicher angesehen werden, geht aus den abweichenden Beobachtungen KUPFFERS und FOLS hervor, die ich nach letzterem zitiere: »J'ai aperçu quelque-fois de fines soies isolées les une des autres et qui suspendaient l'otolithe à la paroi de la vésicule (Pl. VI, Fig. 4 v). Plus heureux que moi, KUPFFER a réussi à distinguer, à la lumière oblique, chez une Appendiculaire les cellules plates qui constituent la membrane de la vésicule, et les soies raides, qui partent de chacune de ces cellules et viennent se terminer au contact de la concrétion, la fixant ainsi de tous côtés. Also selbst FOL hat letzteres nicht beobachten können und nach ihm erst recht keiner.

Textfig. XII<sub>1</sub>.

Dorsalansicht des Gehirns mit den Schnitten der Fig. 49.

die dorsale Bedeckung der Blase bilden. Sie zeichnen sich durch besonders große Kerne aus. Ich will sie Riesenzellen (*Cr*) nennen. Das übrige teile ich in drei Gruppen, von denen die vorderste von zehn Zellen vom Otolithen Vorderhirn *CvrCvl*, die folgenden sechs Zellen, die der rechten Seite angehören, Mittelhirn (*Cm*), der Rest Hinterhirn (*Ceh*) heißen mag.

Das Vorderhirn zerfällt wieder in eine rechte und eine linke Gruppe von je fünf Zellen, die rechts dichter zusammengedrängt sind. In der linken Gruppe nimmt der weitest rechts (hinten) stehende Kern *Cvl*<sub>5</sub> etwa die Mitte auf der hinteren Grenze des Vorderhirns ein, ein durch seine Kleinheit und dunkle Färbung sehr charakteristischer Kern, er liegt oberflächlich und wird nur hinten und rechts von einem Riesenkern

FOLS Fig. 4, Taf. VI zeigt Gebilde, die ebenso kleine Falten sein können und überhaupt den Otolithen nicht erreichen.

Unter den eigentlichen Gehirnzellen (Fig. 48, Textfig. XII) mache ich vier Abteilungen. Eine umfaßt die Zellen, die SALENSKY als epithelähnlich schildert und die größtenteils die

$Cr_1$  ein wenig bedeckt. Die übrigen größeren und weniger lebhaft tingierbaren Kerne verteilen sich so, daß der vorderste hoch und dem rechten Rande der Gruppe genähert liegt, die beiden folgenden 2 und 3 der eine ganz außen links in mittlerer Höhe, der andre rechts am tiefsten von der ganzen Gruppe. Der vierte liegt wieder oberflächlich links von dem beschriebenen Kern 5.

Rechts verteilt sich die Gruppe so, daß vorn zwei rundliche Kerne stehen, einer 1 oberflächlich, der andre 2 tiefer. Zu ihrer rechten, fast ebenso weit oft nach vorn reichend wie sie, beginnt der lange Kern 3. Er erstreckt sich weit nach hinten, und liegt nur wenig mehr dorsal als  $Cvr_2$ . Ihm hinten aufliegend, oft etwas weiter nach hinten ragend, finden wir den runden Kern  $Cvr_4$  und als tiefsten unter  $Cvr_3$  mehr einwärts und rückwärts den ebenfalls langen Kern  $Cvr_5$ . Vgl. hierzu auch Querschnitt Fig. 49 a, auf dem die vordersten Kerne ausgezeichnet, die mittleren mit dem Kontur, die hinteren mit durchbrochener Linie eingetragen sind. Die Kerne  $Cvl_4$  und  $5$  und  $Cvr_4$  und  $5$  reichen noch auf den nächsten Schnitt, wo eine durchbrochene rote Linie ihre Lage angibt.

Das Vorderhirn ist also außer gegen die Riesenzellen deutlich von dem übrigen Hirn getrennt. Es läuft vorn in einen dicken Nerven spitz aus, der auf den Vorderrand des Oikoplastenepithels zuläuft. SALENSKY läßt einen solchen Nerven bei *Frit. borealis* ein paar eigentümliche Sinneszellen dort innervieren. Davon konnte ich mich bei *F. pellucida* nicht überzeugen, wo er sich, wie mir schien, T-förmig teilt. Dies Verhalten bildet auch FOL für unsre Species ab. Es würde dies dem Verhalten bei *Oikopleura longicauda* entsprechen. Doch konnte ich den Nerven nicht weit verfolgen. Dort ist er sensibel für das ventrale Sinnesorgan. Letzteres konnten wir bei *Frit. pellucida* nicht sicher nachweisen. Wenn überhaupt vorhanden, ist es auf wenige Zellen reduziert. Damit in engem Zusammenhange ist dann auch die Reduktion des zugehörigen Hirnteiles, des Vorderhirns, verständlich.

Außer diesem Nerven entsendet hier wie bei *Oikopleura* das Hirn einen paarigen Nerven zu den Sinnesorganen der Oberlippe. Doch entspringt derselbe hier nur auf der linken Seite selbständig vom Hirn, während er rechts von dem vorderen Hauptnerven kurz nach dessen Ursprung abzweigt. Die Verlaufsrichtung der Nerven ist dieselbe wie bei *Oikopleura*. Vgl. auch FOLs schöne Darstellung Taf. VI, Fig. 4.

Das Mittelhirn umfaßt zwei Gruppen von je drei Zellen.

Die vordere besteht aus größeren Kernen. Der erste derselben liegt innen und oberflächlich, er hat runde Gestalt. Der zweite,

längsoval und heller gefärbt, liegt außen und tiefer, der dritte endlich und letzte liegt wieder etwas höher und mehr einwärts. Auch er ist von ovaler Gestalt (vgl. auch Fig. 49b).

Die zweite Gruppe enthält drei kleine, eckige, tief und homogen färbbare Kerne. Von ihnen liegen die beiden vorderen der eine hoch, der andre tief, während der hintere wieder hoch liegt.

Alle liegen ganz rechts im Hirn. und ihre Zellen ziehen sich in querer Richtung aus, einen nach links aus dem Hirn hervortretenden Nerven (?) bildend, der zum Flimmertrichter zieht. Ob wir dies Gebilde als Nerv deuten können, scheint deswegen fraglich, da der Flimmertrichter ja nur 1) die drei Flimmerzellen des Mündungsrandes, 2) die beiden großen Flimmerzellen und 3) im hinteren membranösen Teil nur einen flachen Kern enthält, der ein durchaus andres Aussehen hat, als wir es von den Kernen der Sinneszellen zu sehen gewohnt sind. Da also der Flimmertrichter keine Sinneszellen hat, müssen es die Endigungen dieses Nerven sein, die als Aufnahmeorgan für den Reiz funktionieren. Wir würden also in den drei Zellen selbst die Sinneszellen für den Flimmertrichter vor uns haben. Damit stimmt gut der von den übrigen (Ganglien-) Zellen abweichende Bau des Kernes. Man sieht die Kerne in Querschnitt Fig. 49b und im Totalpräparat Fig. 47, 48.

Es ist interessant, daß diese Zellgruppe gegenüber der Sinnesblase und dem wieder durch ganz bestimmte Nerven charakterisierten Vorderhirn genau dieselbe Lage einnimmt wie bei Oikopleuren jener Teil, in welchem ich bei *longicauda* auch Zellen fand, deren nur wenig ausgezogener Plasmaleib sich dem Flimmertrichter anlegte, und aus welchem bei *O. rufescens* SALENSKY einen Nerv zum Flimmertrichter hervorgehen sah. Wir nannten auch bei den Oikopleuren, bei denen es sich viel deutlicher von der Umgebung abgrenzte, jenes Stück Hirn Mittelhirn.

Die Gruppe der Riesenzellen besteht aus acht Kernen, unter denen die größten die des Gehirns sind.

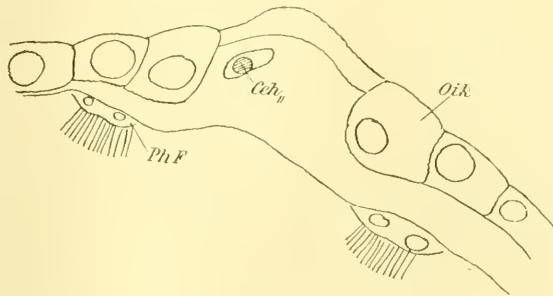
Das Centrum der Gruppe bildet links vom Mittelhirn ein Viereck von Kernen, einem vorn, einem hinten, einem rechts, einem links, letzterer ist der größte, der vorderste  $Cr_3$  und hinterste  $Cr_6$  sind ungefähr gleich groß, der rechte ist der kleinste. Von seiner Größe sind außerdem zwei Kerne, die sich vorn an das Viereck anschließen,  $Cr_1$ , und  $Cr_2$ .  $Cr_2$  steht schräg rechts vorn von  $Cr_3$  und schräg links vorn von  $Cr_2$   $Cr_1$ , also wieder in der Längslinie  $Cr_6$ ,  $Cr_3$ ,  $Cr_1$ . Von letzterem Kern wurde bereits erwähnt, daß er dicht an  $Col_5$  grenzt, diesen Nucleus von hinten her teilweise deckend. Caudal schließen sich in ähnlicher Weise  $Cr_7$

und  $Cr_8$  an. Ersterer so groß wie  $Cr_5$ , doch blasser gefärbt, liegt schräg nach links hinten von  $Cr_6$  und ventral von ihm weiter hinten  $Cr_8$ .

Alle diese Kerne berühren unmittelbar die Sinnesblase. Ob sie bei *Oikopleura* ein Homologon haben, und welches, besonders, ob sie den Riesenzellen dieser entsprechen, mit denen sie ja die Lage an der Sinnesblase teilen, kann ich nicht sagen, da es mir nicht gelang, in die Struktur der Zellen tiefer einzudringen.

Vom Hinterhirn liegt der vorderste Kern,  $Ceh_1$ , über  $O_3$  noch neben  $Cr_6$  rechts oberflächlich. Er ist interessant, weil ich an dieser Stelle einen Nerven entspringen sah, der schräg nach hinten verlief und sich wohl als homolog mit dem rechten der bei *Oikopleura* vom Hinterhirn entspringenden Nerven betrachten läßt. Den zugehörigen linken habe ich nicht aufgefunden, doch geht seine Existenz aus FOLS Figur deutlich hervor. Hinter diesem Kern liegen zwei oberflächliche rundliche Kerne nebeneinander, rechts  $Ceh_2$ , links  $Ceh_3$  über  $Cr_8$ . In Fig. 48 sehen wir dann an der Unterseite des Ganglion zwei Kerne liegen,  $Ceh_4$  und  $5$ . Ersterer, rechts, ist längsoval, der andre, links, rundlich. In Fig. 48 liegen sie unter, in Textfig. XII hinter und unter  $h_2$  und  $h_3$ .

Diese und ähnliche Differenzen zwischen Fig. 48 und Textfig. XII ergeben sich daraus, daß Fig. 48 das Gehirn auch ein wenig in der Ansicht von vorn zeigt, während Textfig. XII reine Dorsalansicht ist. Dementsprechend scheint das Gehirn in ersterer Figur etwas



Textfig. XII<sub>2</sub>.

Letzter Querschnitt durchs Gehirn aus der Serie Fig. 49 mit dem elften Hinterhirn.

verkürzt, und die dorsalen Kerne liegen scheinbar gegenüber den ventralen weiter rückwärts.

In letzterer Figur liegt über  $h_5$  der rundliche Kern  $Ceh_6$ , in Fig. 48 liegt er weiter rückwärts. Hinter ihm schließt sich links  $Ceh_7$  an, neben diesem liegt rechts  $Ceh_9$ , bedeckt von dem kleinen Kern  $Ceh_8$ , alle drei sind längsoval, dann folgen noch zwei längliche Kerne  $Ceh_9$  und  $10$ , die dem hier sich entwickelnden Hauptnerven anliegen.

Letzterer tritt also am Hinterende des Hinterhirns in die Erscheinung. Woher er seine Fasern bezieht, konnte leider nicht ermittelt

werden. Der Nerv verläuft rechts vom Oesophagus, dann über das Herz und die Regio pylorica, biegt sich zwischen Magen einer- und Dünn- und Dickdarm andererseits ventralwärts und erreicht auf der Bauchseite das Vorderende der Chorda. Hier legt er sich deren Dorsal-seite an, an der er bis zum Schwanz verläuft.

Das größte Ganglion des Schwanzes (Fig. 50, 51, 52), das Haupt-caudalganglion, wollen wir nur ganz kurz besprechen. Besonders leicht immer wieder zu finden ist der kleine dunkle, meist eckig erscheinende Kern *f* auf der höchsten Spitze des Ganglions, dessen Gesamtform gegen das der Oikopleuren viel kürzer und dicker erscheint. Von dieser Zelle gehen ein sich gabelnder oder zwei feine Nerven dorsalwärts ab, von denen der eine mehr nach vorn in den Schaft des Schwanzes zu ziehen scheint, während der andre mehr nach hinten gerichtet in die Flosse gelangen dürfte.

Eine weitere typische Gruppe sind drei langgestreckte Kerne, die vom Hauptganglion stets so deutlich getrennt sind, daß man sie als besonderes Ganglion zählen könnte. Die gleichen Verhältnisse trafen wir bei *Oikopleura longicauda*.

Sehr charakteristisch ist auch der Aufbau der hinteren Gruppe. Sie beginnt mit einem hinten rechts dem Nervenstamm anliegenden, schmal längsovalen Kern, auf den ein gleicher links ein wenig weiter vorwärts folgt, *Gh<sub>8</sub>* und *7*. Letzterer wird in der Ansicht von rechts teilweise durch einen breiteren, ovalen Kern *Gh<sub>6</sub>* bedeckt. Nun folgt ein sehr charakteristisches Element, ein langer dunkelgefärbter, schmaler Kern, der sich ganz tief ventral hält, ein wenig nach links gelagert *Gh<sub>5</sub>*. Auf der linken Oberfläche finden wir dann einen in der Seitenansicht sehr großen, runden, hell gefärbten Kern, *Gh<sub>2</sub>*, von ovalem Querschnitt, gerade dorsal von dem langen, eben beschriebenen Nucleus, und vor diesem großen Kern liegt noch ein kleinerer, dunkler, runder, auch links, aber von der Oberfläche durch die Hinterenden der linken Lateralzellen abgedrängt, *Gh<sub>1</sub>*. Rechts liegen diesen Kernen gegenüber *Gh<sub>4</sub>* und *Gh<sub>3</sub>*, beides mittelgroße Kerne, der hintere rund oder kurz oval, der vordere kurz oval, ausgezeichnet durch hellere Färbung und das deutliche Hervortreten einzelner Chromatinbrocken, besonders in peripherer Gegend.

Zwei andre sehr charakteristische Kerne sind die beiden großen, median gelegenen Nuclei *Gv<sub>1</sub>* und *Gv<sub>2</sub>*. Der erste ist der vorderste Kern des eigentlichen Ganglion, der andre liegt hinter ihm etwas höher dorsalwärts. Beide färben sich nur blaß. Unter ihnen liegt noch ein medianer Kern, lang und schmal, *Gv<sub>3</sub>*.

Die rechte Gruppe besteht aus vier Kernen, von denen drei ein

eigentümlich blasses, kaum granuliertes Aussehen zeigen,  $Gr_1$ ,  $Gr_2$ ,  $Gr_4$ .  $Gr_1$  ist ein flach der rechten Seite der Zelle  $Gv_2$  anliegender Kern, der, dorsoventral gestreckt, in der Seitenansicht unregelmäßig elliptische Form zeigt. Unter und hinter ihm steht der rundliche Kern  $Gr_2$ , über diesem der große, etwas abgeflachte Kern  $Gr_3$ , ein wenig nach hinten verschoben. Hinter letzterem wieder, etwas mehr ventral, schließt der Nucleus  $Gr_4$  diese die rechte Seite des Ganglion deckende Gruppe.

Die linke Seite nimmt die Gruppe  $Gl_{1-3}$  ein.  $Gl_1$  und  $Gl_2$  neben  $Gv_2$  übereinander, dahinter in mittlerer Höhe der kleinere ovoide Kern  $Gl_3$ . Die zugehörigen Zellen lassen sich noch durch den nächsten Schnitt verfolgen und heben sich auch im Totalpräparat deutlich ab.

Den dorsalen Teil des Ganglion nehmen unter Kern  $f$  die drei Kerne  $dc_1$  bis  $dc_3$  ein, von denen der zweite,  $dc_2$ , stark nach links verschoben, noch von den Zellen der  $Gl$ -Gruppe bedeckt wird.

Während also das Caudalganglion der Oikopleuren dem Rückenstrang dorsal aufliegt, wird letzterer von den Ganglienzellen bei *Fritillaria* umfaßt, wenn auch nicht lückenlos. So liegt er auf der Ventralseite in der Mitte des Ganglion eine Strecke weit unbedeckt.

Daß dies Ganglion fast die Größe des Gehirns erreicht, gibt SALENSKY richtig an, daß aber seine Beschreibung der Verteilung großer, blaß färbbarer und kleiner Kerne zu schematisch ist, um mit den tatsächlichen Verhältnissen vergleichbar zu sein, geht aus obiger Beschreibung und Figuren hervor.

Wenn SALENSKY aus der Verschiedenheit der Zellen die nicht ausschließlich motorische Funktion folgert, geben wir ihm recht und weisen auf den dorsalen Nerven hin, der seinem Endgebiet nach sicher nicht motorisch sein kann. Ob man jedoch ohne weiteres daraus auf »appareils sensoriels« schließen darf, ist fraglich.

Der Rückenstrang verläßt das Ganglion am Hinterende als starker Stamm. Wenn wir die kleinen, ihm anliegenden Ganglien jetzt der Reihe nach besprechen, müssen wir erst zwei vor dem Hauptcaudalganglion übergangene hier nachholen (Textfig. IV, Fig. 53 *a—i*, 54).

Eine lange, ovale Ganglienzelle liegt noch innerhalb des Rumpfes, kurz ehe der Nervenstamm die Chorda erreicht, diesem an.

Das erste Schwanzganglion liegt dicht hinter dem Vorderende der Chorda und besteht aus einem kleinen ovalen Kern.

Es folgt das Hauptganglion, und zwischen ihm und den ersten großen Drüsenzellen trägt dann der Rückenstrang fünf Nervenknoten.

Der erste (dritte der Gesamtzahl) ist zweizellig, liegt im Bereich der Muskelzelle Nr. II.

Der vierte, dreizellig, liegt im Bereich der Muskelzelle III.

Das fünfte Ganglion des Schwanzes ist ebenfalls dreizellig, seine Gegend kennzeichnet der Raum zwischen Muskelkern IV und V.

Dicht hinter letzterem bilden dann zwei Zellen das sechste Ganglion.

Das siebente, ebenso gebaut, liegt hinten zwischen den Muskelzellen des VI. Paares, nicht weit vor dem vorderen Paar großer Drüsen.

Hinter deren hinterem Paar liegt dann ein sechszelliges Ganglion, Nr. 8, und der Schwanz endet am Hinterende der Chorda mit Ganglion Nr. 9, das zwei hintereinander gelegene Zellen enthält. Hier setzt sich der Nerv noch weiter fort bis zu einer zwischen den beiden Drüsenzellen der Schwanzgabel gelegenen Zelle, Fig. 54, und letztere entsendet einen feinen sich gabelnden Fortsatz, den ich nach hinten bis dicht an die Epidermis verfolgte.

Über die Variabilität der Lage der Zellen in den kleinen Ganglien, die er bereits ebenso darstellt wie wir, spricht SEELIGER ausführlich. Besonders erwähnt er, daß die Zellen des achten Ganglion bald in zwei kurzen, symmetrischen Dreierreihen angeordnet sind, bald eine einzige ausgedehnte Reihe zu bilden scheinen und was sonst der Stellungsmöglichkeiten mehr sind. Differenzen in der Zellzahl der Ganglien erwähnt auch er nicht.

Auch im Haupteudalganglion kommen insofern Differenzen vor, als es bald gestreckter, bald gedrungener gebaut ist und dabei die gegenseitige Lagebeziehung der Zellen geringe Abänderungen erfahren. Doch gingen letztere nie so weit, daß sie die Analyse des Ganglion wesentlich erschwerten.

Über Seitenäste vom Nervenstrang konnte ich leider nicht viel ermitteln. Von den Ganglienzellen desselben sah ich manchmal feine Fäden abgehen; sie würden den sensiblen Nerven der Oikopleuren ihrer Lage und Richtung nach vermutlich entsprechen. Von motorischen Nerven habe ich nichts wahrgenommen.

## Das Entoderm.

### Der Magen.

Warum wir die weiter vorn gelegenen Teile des Verdauungstraktes beim Ectoderm behandelten, sagten wir oben beim Pharynx. Die allgemeine Anordnung der Teile ergibt sich aus Textfig. XIII.

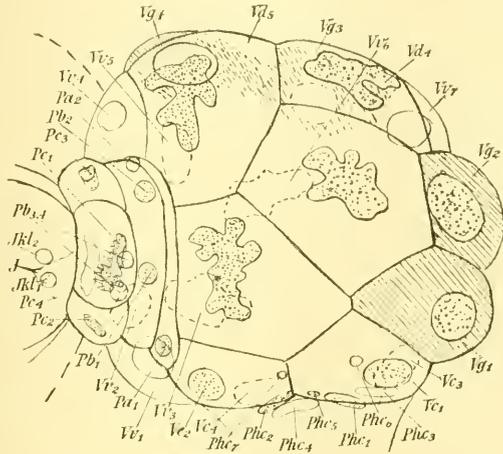
Über die Gesamtform des Magens gibt SALENSKY an, daß sie

rundlich ist, und daß die Zellen, außen stärker gewölbt als der Gesamtkrümmung der Magenwand entspricht, ihr die Gestalt einer Morula geben. Ich füge gleich hier hinzu, daß die Zellen  $Vg_1$  und  $2$  und in geringerem Maße auch  $Vg_3$  und  $4$  sich einer besonders starken Wölbung erfreuen. Erstere springen daher auch weit nach links vor.

Die Angabe »l'estomac ne comprend que 12 grosses cellules épithéliales« ist irrtümlich. Bei der Besprechung der Zellzahl und Anordnung im Magen haben wir mehrere Gruppen zu unterscheiden, die auch durch ihren Bau zum Teil deutlich verschieden sind, mit dem »finement granuleux« ist das Plasma nicht erledigt und mit dem »tantôt ovulaire, tantôt cylindriques, quelques fois émettent des prolongement cylindriques« nicht alles über die Kerne gesagt.

Um die Cardia liegt ein Ring von vier großen Zellen, zwei dorsalen und zwei ventralen. Das Plasma derselben ist im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat rot und deutlich granuliert, wie das der meisten Magen zellen, die Kerne sind flach und erscheinen in der Flächenansicht des Magens rund. Vgl. Textfig. XIII  $Vc_{1-4}$ .

Ebenfalls rundliche Kerne zeigt stets eine Anzahl von Zellen (vier), die sich auf zwei Gruppen an der Magenwand verteilen. Es sind die bereits erwähnten Zellen  $Vg_{1-4}$ . Zwei liegen auf der linken Seite des Magens, die dorsale weiter nach vorn als die ventrale,  $Vg_1$  und  $2$ , Textfig. XIII. Die andern beiden gehören der Hinterwand des Magens an und liegen mehr nebeneinander, doch die rechte etwas mehr dorsal als die linke,  $Vg_3$  und  $4$ , Textfig. XIII. Außer durch die stärkere Wölbung ihrer Außenwand und die etwas geringere Beteiligung an der Begrenzung des Magens, zeichnet sie im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat eine intensive Blaufärbung vor den übrigen (roten) Zellen aus. Dieselbe Affinität wie zum Eisenhämatoxylin zeigen sie gegenüber Hämalaun und Alaunkarmin, so daß sie auch in einem einfach gefärbten



Textfig. XIII.

Die Zellen und Kerne des Magens und Pylorus in Rückansicht.

Totalpräparat kenntlich sind. Bei Fixierung mit HERMANN scheint ihr Plasma ebenfalls feiner und dichter als das der übrigen Zellen. Der Kern ist kurz oval, fast kugelig, manchmal bemerkte ich kurze, rundliche Lappen an seiner nach innen gekehrten Seite. Ihr Stäbchensaum differiert nicht von dem der andern Zellen, mit denen er besprochen wird, nur schien er mir manchmal etwas niedriger.

Durch Cardia mit Zellring, Pylorus und die beiden Gruppen von Drüsenzellen wird eine Art horizontaler Ring gebildet, der einen dorsalen und einen ventralen Teil der Magenwand trennt und der, da die vorderen dunklen Zellen  $Vg_1$  und  $_2$  sich an den Cardialring anlehnen, nur drei schmale Gassen frei läßt, in denen beide Platten in Berührung treten. 1) Zwischen Cardialring und Pylorus, 2) zwischen Pylorus und hinteren blauen Zellen und 3) zwischen letzteren und den vorderen gleichartigen.

Die dorsale Platte wird von vier großen Zellen gebildet, die sich, wie gesagt, eosinophil verhalten und große Kerne von der Gestalt einer *Amoeba proteus* besitzen. Die Lappenbildung derselben ist bei jungen Tieren beträchtlich geringer als bei alten; nach deren einem unsre Textfigur entworfen ist. Die eine dieser vier dorsalen Zellen,  $Vd_1$ , grenzt vorn an die beiden dorsalen Zellen des Cardialringes, und die Zelle der Vorgasse, rechts an den obersten (Richtung des Nahrungsstromes) Zellring des Pylorus, links und hinten an  $Vd_2$  und  $_3$ .  $Vd_2$  grenzt rechts an  $Vd_1$  und  $_3$ , vorn an  $Vg_1$  und  $Vd_1$ , links an  $Vg_2$  und hinten an  $Vd_4$ . Die gerade hinter  $Vd_1$  gelegene Zelle  $Vd_3$  stößt vorn an diese, rechts an den Pylorus und die Zelle der hinteren Gasse, hinten unten an  $Vg_4$  und links an  $Vd_4$  und  $_2$ ; ihre hinteren abhängigen Teile helfen dorsal die Hinterwand bilden. Fast ganz der letzteren gehört  $Vd_4$  an. Dieselbe stößt vorn an  $Vd_2$  und  $Vg_2$ , links an die Zelle der linken Hintergasse, hinten unten an  $Vg_3$  und rechts an  $Vg_4$  und  $Vd_3$ . Dieses Vierermosaik ist die konstante Zusammensetzung der Rückenplatte.

Die Bauchplatte umfaßt sieben Zellen, d. h. wir rechnen hierher vier ventral und rechts gelegene Zellen und diejenigen der drei Gassen. Gemeinsam ist ihnen allen das eosinophile Plasma und ein ovaler, schwach gelappter Kern. Da auch hier in der Jugend die Kernform weniger unregelmäßig ist als bei älteren Individuen, so erhält sich die Differenz gegen die dorsalen Kerne stets deutlich. Die Zelle der rechten Hintergasse allein weicht insofern etwas ab ( $Vg_4$ ) als ihr Plasma ein wenig bläulichere Färbung annimmt als das der übrigen Zellen. Die Kerne der beiden andern Gassen nennen wir  $Vv_1$  in der Vorgasse und  $Vv_7$

in der linken Hintergasse. Die übrigen Kerne gruppieren sich so, daß  $Vv_2$  und  $Vv_5$ , die beiden am weitesten rechts, unmittelbar an der Kante liegen, wo die Ventralplatte fast rechtwinkelig in die fest dem Dickdarm angepreßte rechte Wand umbiegt.  $Vv_3$  liegt dann neben  $Vv_2$  und hinter der rechten unteren Cardialzelle  $Vc_3$ . Hinten endlich, parallel dem Vorderrand der Zellen  $Vg_3$  und  $4$  streckt sich der lange Kern  $Vv_6$  weit nach links gegen die hintere linke Gasse mit der Zelle  $Vv_7$ .

Die typische Zahl der Magenzellen ist also nicht zwölf, sondern 19. Das läßt sich auch an Schnitten leicht kontrollieren.

Bezüglich SALENSKYS Darstellung von der inneren Oberfläche der Magenzellen gebe ich zunächst IHLES Kritik: »Nach den Untersuchungen von SALENSKY (1904) und mir (1906) fehlen wenigsten bei *Fritillaria pellucida* Flimmerhaare im größten Teil des Magens. Die großen Zellen, welche die Magenwand bilden (Taf. III, Fig. 36), besitzen einen oft feingestrichelten Saum, welcher schon von SALENSKY (S. 79) beschrieben wurde. Unter diesem Saum beobachtet man auf manchen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten eine deutliche schwarze Linie, welche wohl von den dicht gedrängten Basalkörperchen des gestrichelten Saumes gebildet wird. Außerdem findet man an den Grenzen zwischen den Magenzellen sehr deutliche Schlußleisten (Taf. III, Fig. 36; Taf. IV, Fig. 66). SALENSKY beschreibt an den Magenzellen die Bildung von gelappten und fadenförmigen Pseudopodien (1904, S. 79), welche unter Auflösung des Saumes gebildet werden, und schließt auf das Vorkommen einer intracellulären Verdauung. Es war mir unmöglich, die Pseudopodienbildung auf meinen Präparaten wahrzunehmen. Wohl aber fand ich im Magenlumen eine sehr feinkörnige Masse, welche von der Oberfläche der Zellen ausgeht und vielleicht ein Secretionsprodukt ist. Dort, wo sie den Magenzellen aufliegt, ist der Saum manchmal undeutlich oder fehlt (Taf. III, Fig. 36).«

Dem stimme ich in allen Hauptpunkten zu. Auf die feinkörnige Masse komme ich beim Pylorus zurück. Bei HERMANN-Material fand ich stets einen deutlichen intakten Stäbchensaum (Fig. 55). Bei allem andern Material kommen aber Zellen vor, deren Stäbchensaum sich vom Plasma abgehoben hat oder gar zerbrochen ist, und ergeben dann Bilder ähnlich SALENSKYS Fig. 49. — Fig. 50 verlangt meiner Ansicht eine ganz andre Deutung. Die beiden runden kleinen Kerne in Zelle *b* können nur im Pylorus vorkommen, dafür spricht auch das mächtige Flimmerbündel, das aus ihnen entspringt, und das SALENSKY, der diese wohl längsten Flimmern des ganzen Tieres übersehen hat, als Pseudopodien deutet. Das lappenförmige Pseudopodium rechts und

der Stäbchensaum daneben, entspricht Verhältnissen, wie sie im Dünndarm vorkommen (siehe diesen). Jedenfalls habe ich an den eigentlichen Magenzellen bei keinem Individuum und keiner Fixation Formationen gefunden, ähnlich denen, die SALENSKY in Fig. 50 darstellt.

Auch die äußere Oberfläche der Magenzellen wird von einer im HERMANN-Eisenhämatoxylinpräparat dunkleren Plasmaschicht eingenommen, die manchmal Andeutungen einer Strichelung erkennen läßt. Die Zellen grenzen eben aneinander, wie das HERMANN-Präparat beweist, indem die Zellgrenze als deutliche dunkle Linie hervortritt. Bilder wie SALENSKYS Fig. 35, wie man sie häufiger am Totalpräparat findet, beweisen hier nichts, da man in ihnen überhaupt keine Zellgrenzen sieht.

Über den Pylorus geben SALENSKY (1904) nach Totalpräparaten und IHLE nach Querschnitten an, daß er aus zwei Ringen von je vier Zellen gebildet wird, die im linken an den Magen grenzenden Ring runde, im rechten an den Dünndarm grenzenden längliche Kerne besitzen. Letzterer erwähnt noch, daß dem linken Ring der Stäbchensaum fehlt. Beide Autoren übersehen einen dritten, nur aus zwei Zellen gebildeten Ring, der zwischen dem linken vierzelligen und den Magen sich einschiebt (Fig. 55, 56).

Besprechen wir die Teile des Pylorus von links nach rechts, so beginnen wir mit letztgenanntem Ring. Er ist schmal, seine, der eine vorn und der andre hinten gelegenen Kerne sind gestreckt und entsprechend der Ringform gekrümmt. Der Zellkörper färbt sich lebhaft mit Eosin und Orange und erscheint wenigstens in den oberflächlichen Teilen nicht granuliert. An den Kernen zeigt der Ring eine Verdickung. Das Plasma des nächsten Ringes zeigt ganz dieselben Eigenschaften, nur ist derselbe breiter, besonders dorsal, wo die hier ziemlich weit voneinander entfernten Kerne in der Dorsalansicht völlig kreisrund erscheinen und sich weniger lebhaft färben als die etwas ovalen kleineren, nahe beieinander stehenden Nuclei im schmaleren unteren Teil des Ringes. Während ich innerhalb eines und desselben Ringes Zellgrenzen nicht wahrnahm, sind beide gegeneinander deutlich abgegrenzt. Der linke ist der wesentlich weitere.

Ein ganz andres Bild bietet der rechte vierzellige Ring (Fig. 57). An ihm können wir eine dorsale breiteste, eine vordere, hintere und eine ventrale schmalste Zelle unterscheiden, die sich, deutlich zu ovaler Form abgerundet, voneinander absetzen. Die Kerne der Zellen sind langgestreckt und, bei älteren Tieren deutlicher, geweihartig verästelt. Diese Erscheinung tritt am ventralen Kern am wenigsten hervor. Das

Plasma zeigt im Totalpräparat im Gegensatz zu dem der andern Ringe Verwandtschaft zum Hämatoxylin, so daß sie im doppelt gefärbten Präparat sich prächtig graublau zwischen den roten linken Ringen und den roten Dünndarmzellen abheben. Im Plasma erscheinen dunklere, quer zum Ring verlaufende Züge differenziert (Fig. 58), doch nicht in jedem Fall deutlich.

Die Zellen tragen mächtige Flimmern (Fig. 55), die längsten des ganzen Tieres, die bis zur gegenüberliegenden Magenwand reichen. Die feinkörnige Masse im Magen sah auch ich, doch greifen die feinsten Enden der Flimmern so in dieselbe hinein, daß man die Durchschnitte der letzteren nicht daraus herauskennen kann. Wenn auch ein Unterscheiden beider Teile nicht möglich ist, so glaube ich doch, daß die feinkörnige Masse nicht nur das Bild in verschiedensten Richtungen geschnittener Flimmern ist, sondern konnte auch größere Körnchen darin entdecken. Es handelt sich hier vielleicht um den Speisebrei (vgl. Fig. 55). Wie bei den übrigen Flimmerzellen unsres Objektes fehlt auch hier im Bereich des Flimmerursprunges der sonst mit Eisenhämatoxylin deutlich zum Ausdruck gebrachte Zellsaum. Bei der im vorigen Absatz erwähnten Plasmadifferenzierung handelt es sich wohl um die Flimmerwurzeln.

Die rechte Öffnung des Ringes wird wie durch eine Klappe von zwei Zellen bis auf einen schmalen Spalt verschlossen. Von ihnen liegt die eine dorsal, die andre ventral. Ihre Kerne  $Ikl_1$  und  $_2$  sind im Totalbild Textfig. XIII zu sehen. Auch die Fig. 59 und 55 zeigen sie. Ihr Plasma färbt sich blaß, ist deutlich granuliert. Auch IHLE bildet diese Klappe ab. Wie er richtig angibt, gehören die beiden Zellen ihrem Bau nach bereits zum Dünndarm. Doch stehen sie hier, da sie wohl den eigentlichen Abschluß bilden.

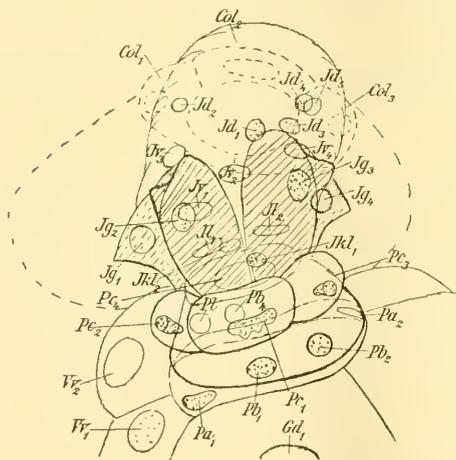
SALENSKY nennt die Öffnung zwischen Pylorus und Darm weit, IHLE findet sie durch eine Ringfalte verengt, so eng, wie meine Fig. 59 sie zeigt, ist sie auch bei ihm nicht. Solche Verschiedenheiten sind beim Vergleich der Schnittserien leicht zu finden. Am Totalpräparat gibt uns die vertikale Distanz von  $Ikl_1$  und  $Ikl_2$  ein gutes Maß dieser Öffnung, und sie ist in großem Maßstab variabel, auch bei gleichmäßig nicht gedrückten Objekten. Nimmt man dazu, daß IHLE den Pylorus als cylindrisch oder konisch beschreibt und daß in der Tat die Verengerung von links nach rechts sehr verschieden ist, so kommt man auf den Gedanken, daß doch vielleicht etwas Contractiles in der Gegend ist. Doch ist es wohl mehr anzunehmen, daß der durch die Flimmern geregelte Füllungszustand von Magen und Darm hier bestimmend ist.

## Der Mitteldarm

(Textfig. XIV.)

führt in kurzem Bogen vom Pylorus zum Enddarmeingang (Fig. 55). Zwei Zellarten sind es, die ihn zusammensetzen. Wie IHLE richtig bemerkt, irrt SALENSKY, wenn er im Mitteldarm nur vier Zellen sieht, die Zahl ist erheblich größer, sie beträgt 17. Nur die eine größere Zellart wurde von SALENSKY bemerkt, diese sehen wir auch in LOHMANN'S Fig. 7, die den Gesamteindruck des Mitteldarmes sehr schön wiedergibt. Um die Lage der einzelnen Zellen zu besprechen, müssen wir uns erst über die Gesamtform klar werden.

Der Mitteldarm liegt direkt dem Dickdarm auf, seine ventrale Fläche ist daher völlig flach, in ihrem rechten Teil liegt die längsovale Öffnung in den Enddarm, nach oben trichterförmig verengt. Die linke Seite des Darmes ist dem Magen angepreßt, daher ebenfalls plan.



Textfig. XIV.

Dorsalsicht des Dünndarmes.

Oben enthält sie die Mündung des Pylorus. Der Winkel, den untere und linke Fläche miteinander bilden, ist etwas größer als ein rechter (vgl. Fig. 55). Die übrigen Flächen sind gewölbt, und zwar sowohl von vorn nach hinten als von links nach rechts.

Die vier großen, von SALENSKY beobachteten Zellen nehmen, dicht an den Pylorus anschließend, nur die gewölbte Wand des proximalen Dünndarmabschnittes ein. Wir bezeichnen

sie mit  $Ig_1$ – $4$ . Vorn liegt  $Ig_1$ , dorsal  $Ig_2$  und  $Ig_3$ , hinten  $Ig_4$ , alle diese Zellen sind von links nach rechts gestreckt. Die Kerne der vorderen und hinteren liegen dem Pylorus näher als die der beiden dorsalen. Der ganze rechte Teil des Mitteldarmes, seine ventrale und linke Wand werden von kleinen Zellen gebildet, deren Gewebe auch die vier großen Zellen voneinander trennen. Von diesen Zellen, deren Grenzen gegeneinander ich nicht erkannt habe, haben wir die beiden Kerne  $Ikl_1$  und  $2$  der Pylorusklappe bereits

erwähnt. Ventral links und rechts von diesem stehen zwei Kerne,  $Il_1$  und  $_2$ , in der linken Wand. Da sie in der hohen Kante stehen (vgl. Fig. 59b), erscheinen sie in der Dorsalansicht Textfig. XIV schmal oval. In der Ventralwand stehen: rechts von  $Il_1$  und etwas weiter vorn  $Iv_1$ , weiter rechts, mehr in der Mitte der ventralen Fläche,  $Iv_2$  und endlich zu beiden Seiten der Enddarmöffnung an der rechten Spitze jeder der unteren großen Zellen  $Ig_1$  und  $_4$  die Kerne  $Iv_3$  und  $Iv_4$ . Der gewölbten Decke gehören dann die Kerne  $Id_{1-5}$  an.  $Id_1$  liegt hoch oben an der rechten Spitze von  $Ig_3$ , dicht am Eingang in die Gasse zwischen dieser Zelle und  $Ig_2$ .  $Id_2$  gehört der Vorderwand an und liegt ziemlich tief. Im hinteren Teil der anteroposterioren Wölbung liegen die drei Kerne  $Id_{3, 4}$  und  $_5$ , eine gegen den Eingangsring des Enddarmes (siehe diesen) absteigende Reihe, deren unterster und hinterster Kern  $Id_5$  den Zellen genannten Ringes dicht anliegt.

Im feineren Bau unterscheiden sich die beiden Zellarten sehr.

Die großen Zellen sind deutlich voneinander getrennt, von querevaler Grundform, an der linken Seite gegen den Pylorus quer abgestutzt und naturgemäß von der Wölbung des ganzen Darmes mit betroffen. Jede derselben gibt einen Fortsatz ab — die beiden dorsalen weiter rechts als die andern —, von dem SALENSKY schreibt: «Leur (des cellules intestinales)<sup>1</sup> face externe fait saillie sous forme de prolongements triangulaires aigus, dirigés à droite, qui probablement servent à fixer l'intestin à la paroi du corps par l'intermédiaire des filaments mésenchymatiques, auxquels ils s'unissent. Leurs noyaux de forme ovale, sont menus.» Letzteres ist nur relativ zur Größe der Zelle, sonst sind es die größten des Dünndarmes. Die Zellen, besonders ihr dreieckiger Fortsatz, färben sich lebhaft mit Eosin und Orange und zeigen dasselbe homogene Aussehen wie die der linken Pylorusringe. Mit Eisenhämatoxylin behalten sie einen gelbgrauen Farbton, der sie deutlich von der Umgebung abhebt. Nur in der Nähe des Kernes, der an der Basis des Fortsatzes liegt, und an der inneren Fläche sehen wir deutliche Granulation und höhere Affinität zum Hämatoxylin. Die dunklen Stäbchen, die IHLE abbildet, habe ich auch gesehen. Ihre Bedeutung ist mir jedoch nicht klar geworden.

Sehr mit Recht weist IHLE die Angabe SALENSKYS »L'examen des coupes (Fig. 47 In) démontre que les cellules intestinales sont aplaties et que nul vestige de bordure n'est reconnaissable à leur face interne« als irrtümlich zurück. Auch ich fand die großen Zellen mit einem sehr deutlichen Stäbchensaum versehen, den Fig. 60 nach einem

<sup>1</sup> Verfasser.

HERMANN-Präparat darstellt, auf dem er auf den ersten Blick in die Augen fällt und es leicht ermöglicht, die vier großen Zellen zu erkennen.

Ganz anders ist der Bau der kleinen Zellen, über den ich weder bei IHLE noch bei SALENSKY etwas finde. Wie gesagt, konnte ich Grenzen unter ihnen nicht finden. Sie bilden zusammen eine dünne Wand, die sich in allen Farbstoffen nur wenig färbt und ein granuliertes Aussehen mit unregelmäßigen dunkleren Zügen bietet. Während die Außenkontur glatt ist, zeigt die innere Oberfläche stumpfe Fortsätze verschiedener Größe, so daß hier eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung zustande kommt. Vielleicht sind dies die resorbierenden Teile des Verdauungstraktes (Fig. 55, 60). Da diese Fortsätze sich zwischen den großen Zellen bis an den Pylorus fortsetzen, komme ich zu der oben gegebenen Deutung von SALENSKYS Fig. 50.

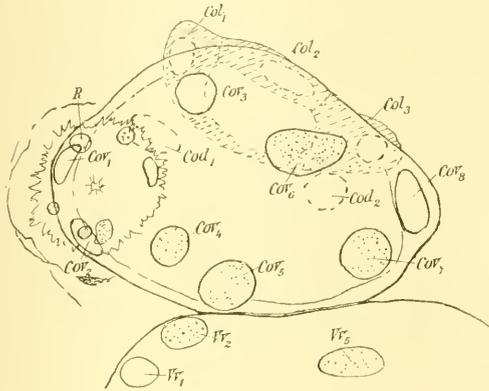
IHLE weist nun darauf hin, daß sich bei vielen Fritillarien am Dünndarm Anhänge finden, die LOHMANN zur Charakterisierung der Species benutzt. Wir möchten hier einiges hinzufügen: Nach LOHMANN sind Darmanhänge bei den meisten Fritillarien beobachtet: *Fr. fertilis* Lohm., *gracilis* Lohm., *fraudax* Lohm., *aberrans* Lohm., *magna* Lohm., *haplostoma* Fol, *formica* Fol, *aequatorialis*. Die Abbildung eines solchen Darmanhanges, von der Mündung aus gesehen, wie sie LOHMANN Taf. V, Fig. 6b für *Fr. aberrans* gibt, zeigt uns nun genau die Strukturen, die wir an den vier großen Zellen von *Fr. pellucida* fanden, den dunklen Stäbchensaum und die dunklen Stäbchen in der äußeren Plasmaschicht. Bei so charakteristischen Strukturen kann die Homologie der in Rede stehenden Gebilde wohl nicht fraglich sein. Nur dadurch, daß sie bei *Fr. pellucida* flach dem Darmlumen anliegen, bei den andern Formen von demselben zurückgezogen mit ihrem Stäbchensaum eine Art eignes Lumens umkleiden, das ein Divertikel des Darmlumens ist, unterscheiden sich beide. Nach FOL finden wir bei *Fr. megachile* und *urticans* die gleichen spitz dreieckig ausgezogenen Zellen in gleicher Lage am Dünndarm wie bei *pellucida*. Auch diesen Formen können wir also wohl ein Homologon der Darmanhänge vindizieren, das also nur noch bei *borealis*, *sargassi*, *tenella*, *venusta* und *bicornis* aufzusuchen bleibt.

#### Der Enddarm.

Die Gesamtform des Enddarmes ist die eines Eies (Textfig. XV), nur die obere und linke Seite zeigen durch Anlagerung des Mitteldarmes bzw. Magens Abplattungen. Letzteren als linker und oberer Wand können wir den Rest als die gewölbte Wand entgegenstellen.

Die linke Wand ist kernlos. In der dorsalen liegt die Mündung des Mitteldarmes, rechts umringt von drei Zellen, einer vorderen, einer rechten und einer hinteren. In den linken Teil des Mündungssaumes teilen sich die vordere und hintere Zelle, indem sie sich dünne Fortsätze entgegen schicken,

Textfig. XIV und XV  $Coe_1$ ,  $Coe_2$ ,  $Coe_3$ . Den linken Teil der Dorsalwand bilden die  $Coe_1$  und  $Coe_3$  sich anlegenden Zellen  $Cod_1$  und  $Cod_2$ . Die Kerne der Wölbung  $Cov_{1-3}$  sind folgendermaßen angeordnet: Hinten liegt in der Wand  $Cov_3$ , etwas abwärts links und vorn  $Cov_7$ . In der Vorderwand liegen nebeneinander  $Cov_1$  und  $2$ ;  $Cov_2$  finden wir auf der rechten



Textfig. XV.

Dorsalansicht von Colon und Rectum. Die ventralen Kerne sind ausgeführt.

Seite unter  $Coe_1$ , die übrigbleibenden Kerne  $Cov_{4-6}$  verteilen sich auf die Ventralwand so, daß das Paar  $Cov_4$  und  $5$  links neben dem Magenkern  $Vv_2$  liegt, und zwar  $Cov_5$  links hinter  $Cov_4$ .  $Cov_6$  liegt hinten rechts auf der Bauchseite.

Bezüglich der feineren Struktur gibt SALENSKY an: »Les grosses cellules sont pourvues de noyaux tantôt menus, qui fixent énergiquement le carmin, tantôt volumineux et fort pâles, qui ont un réseau chromatique fortement développé.« Dieser Unterschied trifft die Sache durchaus, und das Verhalten dem Hämalun und Eisenhämatoxylin gegenüber bietet denselben Unterschied. Die Kerne der ersten Kategorie sind die des Eingangsrings,  $Coe_1$  und  $3$ , annähernd kugelig,  $Coe_2$  längsoval mit kreisförmigem Durchschnitt. Auch die größere Verwandtschaft des Plasmas gegen Kernfarbstoffe kennzeichnet die Zellen dieses Ringes gegenüber den andern. Die Form der in Rede stehenden Zellen zeichnet die Textfig. XV. Ihre Grenzen sind deutlich, ihren Bau siehe in Fig. 55.

Die übrigen Zellen sind im Prinzip gleichartig untereinander, und es war mir unmöglich, ihre Grenzen zu erkennen. Wo einer ihrer flachen scheibenförmigen Kerne liegt, zeigt die Darmwand eine Verdickung. Die Beschaffenheit der Kerne ist von SALENSKY gut charakterisiert.

Die vorderen  $Cov_{1-4}$  sind kleiner, die hinteren größer, besonders zeichnet sich der ovale Kern  $Cov_2$  durch Umfang aus. Das Plasma der Zellen färbt sich im Eisenhämatoxylin-Eosinpräparat rötlich und zeigt deutliche Granulation.

Bezüglich der inneren Oberfläche hat IHLE bereits SALENSKYS Angabe eines Stäbchensaumes dahin berichtet, daß die Zellen »zahlreiche, ziemlich lange Flimmerhaare tragen, an welchen deutlich drei Teile zu beobachten sind: 1) der freie Teil, 2) das intermediäre Segment, 3) das Basalkörperchen, d. h. von letzterem sieht IHLE wie auch ich nur eine einheitliche schwarze Linie, die er als aus Basalkörperchen zusammengesetzt ansieht. Daß die dichtgedrängten Zwischenstücke die Flimmern an Zahl weit übertreffen, habe auch ich, selbst an bestfixierten Präparaten gesehen und die Ähnlichkeit des Anblickes, den sie in ihrer Gesamtheit bieten, mit dem Stäbchensaum des Magens, die schon SALENSKY zu einem Vergleich herausforderte, ist auch mir aufgefallen. Wenn es auch sicherlich befremdet, an derselben Zelle neben einem Stäbchensaum auch Flimmern zu finden (darüber weiter unten), so will mir doch IHLES Deutung auch nicht plausibler erscheinen, wenn er für seine Anschauung der fraglichen Gebilde als Stücke von Flimmern auf die Stellen im Präparat verweist, wo sie etwas auseinander gebogen sind und annimmt, daß der größte Teil der freien Enden verloren gegangen ist bei der Fixierung. — Im übrigen habe ich IHLES Angaben nichts hinzuzusetzen, möchte jedoch zum Vergleich auf die ähnlichen Verhältnisse im Darm der Salamanderlarven hinweisen, wo die senkrecht zur Oberfläche verlängerten Basalkörperchen der von HEIDENHAIN als Stäbchensaum angesprochenen Bildung ein ganz ähnliches Bild bieten, wie die von IHLE als Zwischenstücke gedeutete Differenzierung in den uns vorliegenden Zellen. Letztere ist übrigens in den drei die Einmündung des Dünndarmes umgebenden Zellen so niedrig, daß sie einen völlig andern Eindruck macht (Fig. 55). Jedenfalls ist mir an diesen Zellen die Dreiteiligkeit des Zellsaumes nicht deutlich geworden.

Dem Dickdarm ist ventral noch ein kurzer, die Afteröffnung tragender Darmabschnitt angeschlossen, der sich, wie SALENSKY richtig sagt, eng an das Ectoderm anschließt. Seine feinere Struktur ist mir nicht klar geworden. Sie scheint mir von der des übrigen Darmes abweichend. Das Stückchen färbt sich mit Eosin rot und zeigt keine Granula. Es enthält kleine Kerne, deren ich sieben konstante zu erkennen glaubte. Von ihnen ist besonders ein flacher Kern, der sich stets in einiger Entfernung außerhalb des von den übrigen gebildeten

Ringes befindet, sicher konstant. Die übrigen sechs Nuclei zeigen oft amöboide Form. und ich glaube nach manchen Präparaten, daß sich einzelne Fortsätze ablösen können, so daß wir also hier wieder direkte Teilungen und Erscheinungen der Inkonstanz fänden.

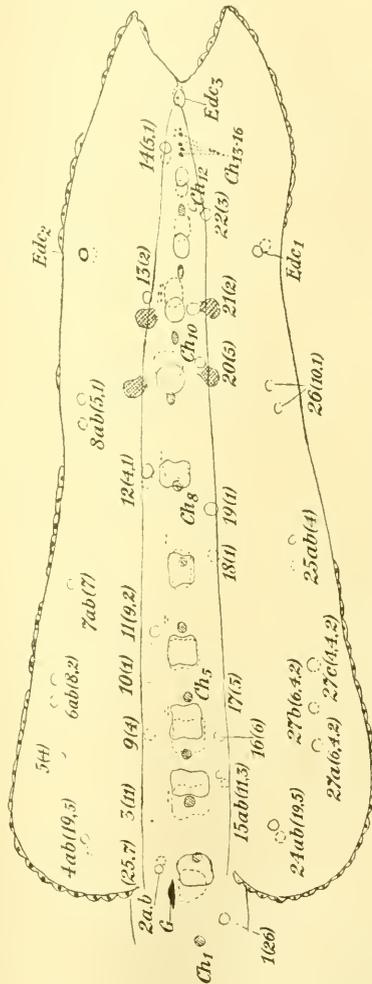
**Das mittlere Keimblatt.**

(Textfig. XVI.)

Die Muskulatur, die ja auf den Schwanz beschränkt ist, besteht jederseits von der Chorda aus zehn Zellen, wie bekannt, und da von den früheren Autoren, besonders SEELIGER, dies schon eingehend in jeder Richtung gewürdigt ist, auch hervorgehoben ist, daß *Frit. pellucida* eine der wenigen Fritillarien mit verzweigten Kernen ist, auch gute Abbildungen letzterer genügend existieren, so brauche ich auf diese Dinge nicht näher einzugehen.

Nur eine Frage möchte ich hier besprechen. Es ist von einer Seite behauptet, daß die Kerne der rechten Seite vor denen der linken ständen. Demgegenüber behauptet SEELIGER, daß sie zwar nicht immer symmetrisch gelagert seien, eine derartige Regel sich aber nicht aufstellen lasse. Beide haben unrecht. Es liegen weder die Kerne einer Seite vor denen der andern, noch herrscht Regelmäßigkeit.

Es liegt vielmehr Kern *I* rechts dem linken genau gegenüber oder häufiger etwas weiter vorn, Kern *II* und *III* rechts stets deutlich, letzterer oft um fast die ganze Kerngröße weiter vorn als der linke. Bei Kern *IV* kann dasselbe



Textfig. XVI.

Der Schwanz mit seinen Kernen.

gegenseitige Verhältnis, doch in geringerem Maße, zum Ausdruck kommen, meist liegen sich die Kerne beider Seiten genau gegenüber. Dies letztere wird für Kern *V* völlig zur Regel. Von Kern *VI* bis *IX* bleibt stetig mehr der rechte hinter dem linken Nucleus zurück, bis bei letzterem die Differenz wieder die volle Kernlänge betragen kann. Und nun schlägt das Verhalten nochmals in das gleich extreme Gegenteil um beim *X*. Kern (vgl. Textfig. XVI, wo die Kerne der rechten Seite mit unterbrochener Linie gegeben sind).

### Das Herz und Pericard.

Bezüglich dieses Organs kann ich den Beobachtungen der Vorgänger nicht viel Neues hinzufügen. Auch ich habe die beiden großen Zellen gesehen, die RAY LANKESTER seinerzeit als die einzigen ansprach, und ich zweifle nicht, daß diese Zellen die eigentlichen Bildner des Pericard sind, indem ich sonst keine Zellen bemerkte. Dorsal gegen den Magen zu entspringen von ihnen die Muskelfasern des Myocard, die mir im Goldpräparat quergestreift erschienen. Sie werden sich von sechs Zellen ableiten, da im rechten Ende des Myocard sich stets eine Reihe von sechs rundlichen Kernen findet. Es wollte mir scheinen, als ob in der Nähe der rechten Pericardzelle das Myocard noch von einer feinen Membran dorsal bedeckt sei, doch konnte ich dieselbe weiter nach links nicht mehr vom Myocard unterscheiden.

Die beiden großen Pericardzellen werden mit dem Alter immer kleiner und verschwinden schließlich vollständig, während ich die sechs Myocardkerne stets vollzählig antraf. Die beiden großen Zellen liegen die eine links neben den Magenzellen *Gdr*<sub>1</sub> und <sub>2</sub>, denen sie im Habitus sehr ähnlich ist, doch vermißt man natürlich den Stäbchensaum; die andre liegt rechts vom Oesophagus und Magen. Jede Zelle wendet ihr konvexes Ende lateral, ihre Konkavität sieht medial. Dieser konkaven, im Totalbild gerade abgeschnitten erscheinenden Seite entlang liegen vier der Herzmuskelkerne, die beiden andern liegen weiter nach hinten, Textfig. I.

### Die Chorda.

Über die Besprechung der Chorda neben den mesodermalen Organen an diesem Orte Rechenschaft zu geben, liegt kein Grund vor.

Die Lage des Organs ist genügend bekannt. Es stellt einen einheitlichen Stab dar, wie FOL nachwies, aus ziemlich konsistenter Masse, umhüllt von einer Membran, der die großen, runden, flachen Kerne

anliegen. Dieselben gehören nicht alle derselben Seite an, vielmehr liegen die einen rechts, die andern links.

Zunächst haben wir zwölf Zellkerne in typischer Stellung zu besprechen, Textfig. XVI. Der erste liegt ein wenig vor dem Hauptcaudalganglion, der zweite hinter diesem neben dem Hinterrand des ersten Muskelkernpaares. Zwischen den zweiten beiden Muskelkernen findet sich der dritte Chordakern. Der vierte am Vorderrand oder zwischen den dritten Muskelkernen, der fünfte in der Regel zwischen den dritten und vierten Muskelkernen, manehmal, wie in unsrer Textfig. XVI, am Hinterrand des dritten linken Muskelnucleus. Zwischen dem vierten und fünften findet sich dann Chordakern 6; im Bereich des fünften Paares oder hinter ihm Chordakern 7. Chordakern 8 liegt im Bereich des sechsten, 9 dicht vorm siebenten Muskelkernpaar, also fast schon zwischen den großen Schwanzdrüsen. In der Mitte des von letzteren gebildeten Vierecks liegt der zehnte und hinter demselben zwischen dem achten und neunten Muskelkernpaar der elfte, zwischen den beiden letzten Kernpaaren der zwölfte Kern.

Das Hinterende der Chorda (Fig. 61) enthält nun noch fünf Kerne, die bereits RANKIN und SEELIGER zeichnen. Sie sind wesentlich kleiner und dunkler, da sie kugelig sind und liegen im Innern der Chorda, Nr. 1 und 3 in einer sich quer durch dieselbe erstreckenden Substanzmasse. Vier in der hinteren Kalotte, 2 zwischen 1 und 3 in einem längsgerichteten Substanzzug. Diese Kerne sind unter sich sehr ähnlich und gleichen sich auch in andern Verhalten, s. u. Ich halte sie für Kerne mit Resten von Zellen, die nicht ganz das sonst für die Appendicularien und reife Aseidienlarve charakteristische Verhalten der Vereinigung zum einheitlichen Stab erreicht haben, sondern auf einem früheren geldrollenartigen Stadium stehen geblieben sind, wie wir es wohl für die Chordaentwicklung der Appendicularien nach Analogie der Aseidienlarven voraussetzen dürfen. Ihre anscheinend geringe Größe wird wohl durch das Fehlen der Abplattung zur Genüge erklärt.

Der letzte Kern ist sicher kleiner. Er ist längsgestreckt und liegt in einem spitzen Kegel, der von deutlichen, mit Eosin lebhaft färbbaren Membranen begrenzt, der Spitze der Chorda aufgesetzt ist. Ich kann in ihm nicht das Homologon eines Chordakernes erkennen.

Auch an den Chordakernen sehen wir Degenerationserscheinungen auftreten. An manchen alten Individuen ist kein einziger Chordakern zu sehen. Bei manchen sehen wir noch diesen oder jenen. Bei solchen Präparaten zeigt sich dann, wenn sie stark gefärbt waren, eine interessante Erscheinung. Im Innern der Chorda finden sich langgestreckte

Stücke, einer zusammengedrehten tierischen Membran ähnlich. Manchmal kann man ihnen eingelagert noch einen oder zwei wenig veränderte Chordakerne erkennen. Meist finden sich mehrere solche Stücken. Bei starker Differenzierung entfarben sich dieselben mit samt den Kernrudimenten völlig, so daß Präparate entstehen, die zu Täuschung über den Konstanzwert der Zellen zu führen geeignet sind. Man darf letzteren also nur an kräftig gefärbten Präparaten untersuchen.

Auf Schnitten ergibt sich nun, daß um die beschriebenen Stücke noch eine deutliche Membran verläuft, die Form der Chorda aufrecht erhaltend, in deren Innern die Stücke liegen. Danach könnte es sich wohl nur um eine Art degenerative Plasmolyse handeln, die einen dünnen plasmatischen Wandbelag mit seinen Kernen in Mitleidenschaft zieht. Bei der hier vorliegenden Schrumpfung ist nicht zu verwundern, daß die Kerne eines betroffenen Stückes sich einander nähern und daher sich von dem benachbarten gesunden entfernen, überhaupt in eine ganz pathologische Lage geraten. In der Mehrzahl der Fälle sind sie, wie gesagt, überhaupt nicht mehr nachweisbar.

Dieselben Vorgänge können auch die vier kleinen hinteren Kerne betreffen, wobei fast regelmäßig  $Chk_4$  aus seiner Ecke herausgeholt und dicht an die andern drei gezogen wird. Auch diese Beobachtung spricht für die Auffassung dieser Kerne als solche der Chorda.

Dagegen beteiligt sich der kleine hinterste Kern  $x$  nie an diesen Prozessen, er muß also andre Bedeutung haben. Welche, lasse ich offen, er scheint jedoch enge Beziehung zu der nach Schrumpfung der Chordazellen bestehenden Membran zu haben.

Auch im Vorderende der Chorda liegt noch ein Kern, von dem mir nicht sicher ist, ob er den übrigen Kernen der Chorda gleich gesetzt werden darf. Anlässlich seiner wollen wir hier noch einen kurzen Blick auf die Kerne der Schwanzwurzel werfen, die bis auf zwei schon genannt sind.

Die Abbildung Fig. 6 haben wir schon mehrfach herangezogen. So kennen wir die große Drüsenzelle  $Edr_2$  und die beiden kleinen, von denen letztere zugleich auf dem Sagittalschnitt Fig. 62 zu sehen ist. Derselbe Sagittalschnitt läßt auch den zuletzt bei der Chorda erwähnten Kern und Zelle erkennen, dessen Gleichstellung mit den übrigen Chordakernen mir nicht ohne weiteres berechtigt schien, obgleich er denselben sehr ähnlich ist.

Ferner sind uns die beiden Ganglienzellen bekannt. Auch sie zeigt eines der Längsschnittbilder, das aus zwei Schnitten kombiniert ist.

Außer diesen finden wir noch zwei Kerne. Die Bedeutung des

kleinen runden an der Schwanzwurzel ist mir nicht im mindesten klar (s. Fig. 6 und 61  $x_2$ ).

Das andre ist eine schöne, große, spindelförmige Zelle. Fast ohne deutliche Granula färbt sich ihr Plasma mit Eosin sehr lebhaft und enthält einen dunkel sich färbenden, runden Kern ( $x$ ). Die Bedeutung dieser Zelle habe ich ebensowenig ermittelt.

Nach dieser Besprechung des Baues unsres Objekts, bei der die Genitalorgane beiseite gelassen sind, da in ihnen Konstanz nicht zu erwarten war, gehen wir jetzt über, mitzuteilen, was uns über den Grad der Konstanz hier gegebener Verhältnisse bekannt ist.

### Über die Variabilität.

Wie wir in der Einleitung dieser Studien gesehen haben, ist es für das, was wir als Konstanz bezeichnen, bis zu einem gewissen Grade gleichgültig, ob Varietäten zur Beobachtung kommen oder nicht, sofern die Variabilität keine allzu große ist und besonders, wenn in ihr auch wieder typische Varietäten erkannt werden können. Für die letztere Untersuchung (auf typische Varietäten), die ja sicher sehr interessant wäre, ist einstweilen die Zahl meiner Präparate nicht groß genug. In bezug auf die Frage der Variabilität als solche jedoch, bin ich in der Lage, einige Angaben zu machen, die mehr sagen, als nur, daß sich typische, sozusagen normale Zellanordnungen nachweisen lassen.

Immerhin bin ich auch hier nicht weit gekommen, nicht so weit, daß ich Variationskurven usw. zeichnen könnte, denn dazu gehören nicht nur normale Individuen, sondern eine beträchtliche Anzahl Varietäten, die jedoch in den von mir ihrer leichten Kontrollierbarkeit wegen herangezogenen Organen nicht eben häufig sind.

Besonders habe ich die Zellen des Schwanzes, Chorda, Muskel, Drüsen und Ganglienzellen einer Prüfung unterworfen. Auch im Schwanz habe ich im Hauptganglion keine besondere Variationsuntersuchung durchgeführt, da dieselbe, wie bereits erwähnt, für unser Konstanzproblem nicht wesentlich ist. Ich habe so lange einzelne Schwänze präpariert, bis ich 100 Präparate beisammen hatte, in denen die Chorda keine Spuren von Degeneration erkennen ließ und die dabei gut fixiert und gefärbt waren. Dabei ist zwar in manchen das vorderste Stück bis höchstens zum Hauptganglion etwa abgerissen. Doch schien mir dieser Defekt nicht bedenklich, sofern nur die übrigen Kerne jeder an seiner typischen Stelle sich fand, und davon machte unter den vorderen großen Kernen der Chorda in allen 100 Fällen kein einziger eine Ausnahme.

Unter den 100 Fällen war die vorderste Zelle siebenmal, die beiden vordersten zweimal abgerissen. Unter den kleinen Chordazellen schien einmal eine Nr. 3 zu fehlen, doch handelte es sich dabei um Formobjekte, die nicht immer völlig zuverlässige Kernfixierung ergeben, einmal fehlten unter gleicher Bedingung alle vier. Bei den 40 guten, mit Pikrinsublimat-Eisessig oder Sublimat konservierten Tieren fand sich auch hier nicht eine Abweichung.

Hieraus geht für die kleinen Zellen hervor, daß sie vermutlich dieselbe geringe Variabilität zeigen, wie die großen vorderen Kerne der Chorda, da auch in dem Falle, wo einer oder drei vermißt wurden, die übrigen ihre typische Stelle einnahmen. Die kleine Endzelle wurde einmal ebenfalls in einem Formolpräparat vermißt.

Um diese Zahl von Chordapräparaten herzustellen, wurden im ganzen 133 Schwänze präpariert. An dieser noch durch eine Reihe Beobachtungen an den ganzen Tieren vermehrten Zahl wurde von den 20 Muskelzellen nie eine vermißt. Es ist das auch nicht wunderbar. Denn wenn schon die Chordazellenzahl, die doch bei Oikopleuren noch zwischen den verschiedenen Arten wesentliche Schwankungen zeigt, bei *Fritillaria pellucida* bereits so fixiert ist, so wird man bei der wohl allen Appendicularien gemeinsamen Zehnzahl der Muskelzellen noch starrere Verhältnisse erwarten. Es fällt daher sehr auf, daß LOHMANN von einer *Fritillaria borealis* (Taf. VIII, Fig. 3) nur neun Paar Muskelkerne zeichnet. Das Tier zeigt letztere allerdings nicht von der Fläche, sondern in der ungünstigeren Ansicht vom Rücken. Auch SEELIGER gibt an, manchmal nur neun Kernpaare gesehen zu haben, doch seien die betreffenden Exemplare meist ungünstig konserviert gewesen. Auch sei nur die Ansicht von der Fläche für sichere Feststellung der Muskelkernzahl günstig, jedoch nur selten im Präparat eine geeignete Lagerung des Schwanzes zu erhalten. Schon aus diesen Bemerkungen geht hervor, daß SEELIGER selbst der Angabe nicht viel Wert beimißt. Ich glaube, dieselbe kann gegenüber meinen Beobachtungen an reichlichem, nur günstig orientierten Material nicht ins Gewicht fallen.

Übrigens ergab sich auch für die zehn großen Drüsenzellen mit Gehäuse, die wir im Schwanze fanden, ganz dasselbe Resultat. Wir haben bereits oben gesehen, daß von der eigentlichen Zelle der Degenerationsprozeß oft kaum eine Spur übrig läßt. Aber nie vermißt ich dann das Gehäuse als deutlichen Beweis für das ehemalige Vorhandensein der Zellen.

Auch die Nervenzellen der kleinen Ganglien konnten bei dieser Gelegenheit an über 100 Präparaten studiert werden, und es fand

sich nur einmal eine Varietät, indem eine der dreizelligen Ganglien, und zwar das hintere, also das sechste des ganzen Rückenstranges, vier Zellen, also eine Zelle zuviel, aufwies. Dieser eine Fall beweist zunächst, daß auch in solchen konstanten Zellgruppen, wie PETER richtig vermutet, Variabilität vorkommt. Er zeigt jedoch auch, mit welchen Mengen von Präparaten man arbeiten müßte, um Variationspolygone zu gewinnen, da eben bei diesen Tieren die Verhältnisse viel stabiler sind als bei den Ascidienlarven, wie es auch ganz gut zu dem gegenseitigen Verhältnis beider Objekte paßt.

Wieviel und wie wenig man bei solchen Konstanzverhältnissen mit der Statistik von Zahlenvariationen anfangen kann, wollen wir unten sehen. Hier beim Nervensystem, dessen einzelne Zellen wir bei der Kleinheit unsres Objekts nicht ihren Fortsätzen und Verbindungen nach charakterisieren können, läßt sich auch die Bedeutung der überzähligen Zelle und damit der Wert der Varietät nicht bestimmen.

Vom Hauptcaudalganglion wurden 20 Totalpräparate, vom Gehirn zehn untersucht, außerdem von beiden Querschnittserien, ohne daß ein Fehlen einer der typischen Zellen oder eine abnorme Zelle gefunden wäre.

Daß in der gegenseitigen Stellung der Zellen Varietäten vorkommen, hat SEELIGER besonders scharf betont und gerade für den Fritillarienschwanz gute Abbildungen extremer Fälle gegeben. Wir haben bei *Oikopleura longicauda* den Gegenstand eingehend diskutiert und halten dies daher hier für überflüssig, da die Verhältnisse in beiden Fällen durchaus gleichartig sind. Hier wie dort macht sich übrigens diese Stellungsvariabilität in den beiden großen Ganglien glücklicherweise nur sehr wenig bemerklich.

Damit sind wir bereits zu den Organen übergegangen, von denen ich nur geringere Zahlen geprüft habe. Hierher gehört auch in erster Linie der Darm. Bezüglich des Enddarmes ist dem oben Gesagten nichts zuzufügen. Vom übrigen Trakt fand ich im Dünndarm unter zehn Präparaten, im Pylorus unter über 25 keine Varietät. Dazu kommen noch einige Schnittserien. Variabler zeigen sich die Zellen des Magens und des Dickdarmes. In den etwas über 20 untersuchten Totalpräparaten für ersteren fand ich auf der Rückenplatte und an den vier großen dunklen Zellen nie eine Varietät. Die ventrale Platte zeigte dagegen in zwei Fällen (junge Exemplare) weniger, aber zum Teil sehr große Kerne. Diese zwei Ausnahmen hindern uns natürlich nicht, von einer normalen Zellgruppierung im Magen zu sprechen, zumal nicht einmal feststeht, ob nicht, wenn das Tier am Leben

geblieben wäre, unter Kernvermehrung die normalen Verhältnisse erreicht wären.

Ähnlich liegen die Verhältnisse im Dickdarm. Auch hier zeigten die Zellen der Dorsalwand, also auch die um die Einmündung des Dünndarmes, keine Abweichungen, auch die beiden vorderen Zellen fanden sich stets normal, dagegen zeigten die übrigen Kerne in drei von etwa 20 Fällen bei jungen Individuen sich weniger zahlreich als normal, dafür aber größer. Unser Schlußergebnis ist hier natürlich das gleiche wie bei den ventralen Magenzellen.

Im übrigen Tier finden sich nun, abgesehen vom Flimmerepithel des Pharynx und Oesophagus und den Sinnesorganen des Pharynxeinganges, deren Inkonstanz wir schon besprochen, Verhältnisse, die ein klareres Urteil gestatten.

An den Cardialzellen fand ich in etwa zehn Fällen und einigen Schnittserien keine Unregelmäßigkeit. Das gleiche gilt von den Zellen der Vorderreihe der Flimmerbögen im ventromedialen Feld und von den Plattenepithelien des Pharynx, von denen ich manche anlässlich der Wimperbögen, des Flimmertrichters u. dgl. noch wesentlich häufiger untersucht habe.

Die Kiemen boten in über 20 Totalpräparaten und mehreren Schnittserien nicht eine Variation, auch im Endostyl fand ich die gleiche Stabilität. Hier ist jedoch zu bemerken, daß manchmal einer der langen, schmalen Kerne in zwei oder mehrere Stücke zerfallen kann, doch nehmen letztere so genau den Platz der ursprünglich einheitlichen Nuclei ein, daß über ihre Bedeutung nicht der mindeste Zweifel walten kann.

Über die Kiemendrüse ist oben bereits das Nötige gesagt.

Im Flimmertrichter habe ich den Kern des oberen Endes mit dem Gehirn zugleich kontrolliert, und gelten daher dieselben Angaben wie für letzteres. Die Konstanz der sehr auffälligen beiden großen Flimmerzellen bestätigen über 20 Totalpräparate und viele Schnitte. Die kleinen Zellen des Einganges wurden nur an etwa zehn Totalpräparaten und nur zwei Schnittserien kontrolliert und konstant gefunden.

Im äußeren Epithel kann man bei denjenigen Zellen, die wir als Bildner des Plattenepithels ansahen, insoweit die Variabilität begrenzen, als in über 30 Totalpräparaten sich nie eine Zelle fand, die in der obigen Besprechung der hierher zu stellenden Elemente nicht aufgeführt war. Von den gehäuselosen Zellen fehlte wohl diese oder jene, ohne daß natürlich dann eine Spur von ihnen nachzuweisen war. Von den mit Gehäuse versehenen ließ sich letzteres stets nachweisen, sofern die

Färbungsintensität drüber oder drunter gelegener Elemente nicht überhaupt jede genaue Einsicht in die betreffende Gegend verhinderte. Da wir nun sahen, daß Degenerationserscheinungen hier nicht eben selten sind, können wir auch von Varietäten hier nicht reden.

Im Oikoplastenepithel habe ich bei 20 Exemplaren keine Varietät gefunden. Zufällig sah ich jedoch bei der Untersuchung eines Individuums auf andre Dinge eine sehr auffällige Varietät. An Stelle der beiden Zellen  $R_5$  und  $R_6$  links findet sich hier nur eine, die den ganzen Raum jener beiden einnimmt und einen sehr großen Kern hat. Es ergibt sich also eine Varietät auf 21 Fälle. Diese betrifft zwei Zellen, die entweder zusammengefloßen, oder was viel wahrscheinlicher, überhaupt nicht entstanden sind, indem die letzte Teilung unterblieben ist.

Man könnte nun natürlich noch weitere Fälle finden, bei genügendem Material, in denen das Oikoplastenepithel eine größere oder geringere Zellenzahl als normal aufweist, und danach die Variationsbreite, das Polygon usw. berechnen. Aber abgesehen davon, daß jede variationsstatistische Berechnung, die als Einheit die Zelle hat, mir nicht ausreichend erscheinen will, sofern sie nur die Differenzen, nicht aber deren Verhältnis zur Durchschnittszahl in Rechnung setzt, da, wie ja auch die Streuung des Gewehres mit der Entfernung wächst, auch die Zahlenvarianten bei Hunderten von Zellen höher sein werden als bei wenigen, die Zahlenwerte der Differenzen also keinen Ausdruck für die Stabilität der Verhältnisse bieten; ist diese ganze Methode für die hier vorliegenden Verhältnisse völlig inadäquat. Wie kein Mensch die Muskelvariabilität des menschlichen Armes in der Weise behandeln wird, daß er die Zahl der Muskelindividuen der einzelnen Arme feststellt, Durchschnitte, Differenzen usw. berechnet, sondern man vielmehr jeden einzelnen Muskel seiner Variabilität nach prüft, und abnorme Muskelindividuen auf die Häufigkeit ihres Vorkommens untersucht, so wäre in unserm Falle, wo gewissermaßen jede Zelle auch ein Organ ist, nur so vorzugehen, daß man für jede die Variabilität untersucht. Haben wir in 21 Fällen nur zwei Zellen variieren sehen, so würden wir alle 446 erst in 4683 Fällen einmal variieren sehen, vorausgesetzt, daß die Variabilität aller die gleiche ist. Bei dieser Voraussetzung würde also jede Zelle im 4683. Fall variieren. Bei ungleicher Variabilität würden dagegen manche Zellen häufiger, andre aber noch viel seltener von der Norm abweichen. In letzterem Fall, der wohl der wahrscheinlichere ist, haben Gesamtzahlen usw. überhaupt keinen Wert.

Diese Ausführungen, die ihrer realen, viel zu kleinen Grundlage wegen natürlich in jeder Hinsicht ungenügend sind, sollen nur zur Erläuterung dienen, in welcher Richtung sich meiner Meinung die Untersuchungen der Variabilität solcher Formen und der anschließenden Spekulationen zu bewegen hat.

Die Konsequenzen, die sich aus dieser außerordentlichen Stabilität ergeben, wollen wir nicht hier, sondern erst am Ende der Untersuchung zugleich mit andern Konsequenzen des Konstanzproblems ziehen.

Rostock, im Mai 1909.

### Literaturverzeichnis.

1. BUSCH (1851). Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seetiere. Berlin.
2. DELAGE et HÉROUARD (1898), *Traité de Zoologie Concrète*. T. VIII.
3. FOL (1872), *Études sur les Appendiculaires du Déroit de Messine*. Mém. soc. de physique et d'hist. nat. de Genève. T. XXI.
4. HUXLEY (1856). Further observations on the structure of Appendicularia flabellum. *Quart. journ. mier. Sc.* Vol. IV.
5. IHLE (1906), *Bijdragen tot de kennis van de morphologie en systematiek der Appendicularien*. Acad. proefschrift. Univ. Amsterdam.
6. — (1908), *Die Appendicularien der Siboga-Expedition*.
7. RAY LANKESTER (1874), On the heart of Appendicularia furcata and the development of its muscular fibres. *Quart. journ. mier. sc. n. s.* Vol. XIV.
8. LOHMANN (1896), *Die Appendicularien der Planktonexpedition*. *Ergebnisse der Planktonexpedition*. Bd. II.
9. — (1899), *Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung*. *Schr. des naturwiss. Vereins f. Schleswig-Holstein*. Bd. II.
10. RANKIN (1894), On the supposed vertebration of the tail in Appendicularia. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.* Bd. VIII.
11. SALENSKY (1904), *Études anatomiques sur les Appendiculaires*. 3. *Fritillaria pellucida*. 4. *Fritillaria borealis*. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Sér. VIII. Vol. XVIII.
12. SEELIGER (1893 sqq.), *BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Bd. III. Supplement. Tunicata.
13. — (1900), *Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderchwanzes der Appendicularien*. *Diese Zeitschr.* Bd. LXVII.

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Darstellungen beziehen sich auf *Fritillaria pellucida*.

## Erklärung der Buchstaben:

<i>C</i> , Gehirn;	<i>Il</i> <sub>1-2</sub> , Zellen der Seitenwand dess.;
<i>Cvl</i> <sub>1-5</sub> , Zellen der linken Vorderhirnhälfte;	<i>Iv</i> <sub>1-4</sub> , ventrale Zellen dess.;
<i>Cvr</i> <sub>1-5</sub> , Zellen der rechten Vorderhirnhälfte;	<i>Id</i> <sub>1-5</sub> , dorsale Zellen dess.;
<i>Cm</i> <sub>1-6</sub> , Zellen des Mittelhirns;	<i>Ig</i> <sub>1-4</sub> , große Zellen dess.;
<i>Cr</i> <sub>1-8</sub> , Riesenzellen des Gehirns;	<i>K</i> , Kieme;
<i>Ceh</i> <sub>1-11</sub> , Zellen des Hinterhirns;	<i>Ka</i> <sub>1-4</sub> , vordere Kiemenzellen;
<i>CH</i> , Chorda;	<i>Kb</i> <sub>1-3</sub> , hintere Kiemenzellen;
<i>Ch</i> <sub>1-6</sub> , Zellen der Chorda;	<i>Me</i> <sub>1-23</sub> , Ganglienzellen der kleinen Schwanzganglien;
<i>CO</i> , Colon;	<i>Mu</i> <sub>1-10</sub> , Muskelkerne;
<i>Coe</i> <sub>1-3</sub> , Zellen an der Einmündung des Dünndarmes;	<i>O</i> , Statocyste;
<i>Cov</i> <sub>1-8</sub> , ventrale Dickdarmzellen;	<i>o</i> <sub>1-3</sub> , Kerne in deren Wand;
<i>Cod</i> <sub>1-2</sub> , dorsale Dickdarmzellen;	<i>OL</i> , Oberlippe;
<i>Edr</i> <sub>1-6</sub> , Drüsenzellen des Rumpfes;	<i>OLS</i> , Oberlippensinneszellen;
<i>Ede</i> <sub>1-3</sub> , periphere Schwanzdrüsenzellen;	<i>OE</i> , Oesophagus;
<i>Edy</i> <sub>1-4</sub> , große mittlere Schwanzdrüsenzellen;	<i>Oik</i> , Oikoplasten;
<i>EN</i> , Endostyl;	<i>P</i> , Pylorus;
<i>End</i> <sub>1-5</sub> , Drüsenzellen desselben;	<i>Pa</i> <sub>1-2</sub> , Zellen des linken Pylorusringes;
<i>End</i> <sub>1-2</sub> , kleine Drüsenzellen desselben;	<i>Pb</i> <sub>1-4</sub> , Zellen des mittleren Pylorusringes;
<i>Enum</i> <sub>0-10</sub> , Zellen der Mediangegend;	<i>Pc</i> <sub>1-4</sub> , Zellen des rechten Pylorusringes;
<i>Enl</i> <sub>1-4</sub> , Zellen der Seitenwand;	<i>PH</i> , Pharynx;
<i>Env</i> , Kern des Velum;	<i>Ph</i> <sub>1-4</sub> , Plattenzellen desselben;
<i>F</i> , Flimmertrichter;	<i>Phf</i> <sub>1-3</sub> , Flimmerzellen (medioventrale);
<i>Fe</i> <sub>1-3</sub> , Zellen von dessen Eingangsring;	<i>Phc</i> <sub>1-7</sub> , Cardialzellen des Oesophagus;
<i>Ff</i> <sub>1-2</sub> , große Flimmerzellen dess.;	<i>PhS</i> , Sinneszellen der Mundöffnung (ventral);
<i>Fo</i> , Zellkern im oberen Teil dess.;	<i>PhD</i> , Kiemendrüse;
<i>G</i> , Hauptcaudalganglion;	<i>Phd</i> <sub>1-4</sub> , Zellen derselben;
<i>gv</i> <sub>1-3</sub> , vordere Ganglienzellen dess.;	<i>R</i> , Rectum;
<i>gr</i> <sub>1-4</sub> , rechte Ganglienzellen dess.;	<i>UL</i> , Unterlippe;
<i>gl</i> <sub>1-3</sub> , linke Ganglienzellen dess.;	<i>ULS</i> , Sinneszellen derselben;
<i>gh</i> <sub>1-8</sub> , hintere Ganglienzellen dess.;	<i>V</i> , Magen;
<i>gd</i> <sub>1-3</sub> , dorsale Ganglienzellen dess.;	<i>Vg</i> <sub>1-4</sub> , dunkle vorspringende Magen-
<i>gf</i> , Kern der dorsalen Spitze;	zellen;
<i>GE</i> , Keimdrüsen;	<i>Vd</i> <sub>1-4</sub> , dorsale Magen-
<i>H</i> , Herz und Perieard;	zellen;
<i>I</i> , Dünndarm;	<i>Vv</i> <sub>1-7</sub> , ventrale Magen-
<i>Ikl</i> <sub>1-2</sub> , Klappenzellen dess.;	zellen;
	<i>Vc</i> <sub>1-4</sub> , cardiale Magen-
	zellen;
	<i>x</i> <sub>1-3</sub> , Zellen unbekannter Bedeutung.

## Tafel I.

Fig. 1—23 und 49.

Fig. 1. Die Zellen des Oikoplastenepithels. Es sind ausgeführt: Die Oikoplasten<sub>4</sub> des Rückens, die Sinnes- und Drüsenzellen des Pharynxeinganges. Mit roter durchbrochener Linie sind gegeben die ventralen Oikoplasten und die der Kapuzenbasis, die Drüse der Kapuze, die Unterlippendrüsen und Flimmerplatten, die Umrandung der Endostyl-, der Kiemendrüsen, die Kiemenzellen und die ihnen benachbarten Zellen des Pharynxepithels. Eisenhämatoxylin-Eosin. 500/1.

Fig. 2. Die Basis der Kapuze, Oikoplasten und Drüsenzelle desselben Individuums wie Fig. 1. Eisenhämatoxylin-Eosin. 500/1.

Fig. 3. Die ventralen Oikoplasten desselben Individuums mit den drei Drüsenzellpaaren der Mundgegend. Mit roter durchbrochener Linie sind eingezeichnet die Flimmerplatten der Unterlippe, die Umrisse von Endostyl und Vorderteil der Kiemendrüse, die vorderen Zellen der Kieme und die Plattenepithelzelle des Pharynx. *Ph*<sub>2</sub>. Eisenhämatoxylin-Eosin. 500/1.

Fig. 4. Schemata der Lippengegend. *a*, Ansicht der rechten Hälfte von innen: *Oik*. Oikoplasten; *OL*. Oberlippe; *OLS*. Oberlippenflimmerzellen; *UL*. Unterlippe; *ULS*, Flimmerplatte der Unterlippe. *b*, Ansicht der Lippen von der Bauchseite mit den Drüsenzellen der Mundgegend.

Fig. 5. Eine der vier großen mittleren Schwanzdrüsen. Pikrinsublimat-Eisessig, Hämalau. 444/1.

Fig. 6. Zellen der Schwanzwurzelgegend nach Totalpräparat. P.-S.-E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 444/1.

Fig. 7. Drüsenzellen am Hinterende des Rumpfes nach Totalpräparat von Fig. 6. 444/1.

Fig. 8. Unterlippendrüse, Schnitt (sagittal) P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 444/1.

Fig. 9. Kapuzendrüse aus einem Sagittalschnitt. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 666/1.

Fig. 10. Drüse *Edr*<sub>4</sub>

Fig. 11. Drüse *Edr*<sub>5</sub>

Fig. 12. Drüse *Edr*<sub>7</sub>

Fig. 13. Drüse *Edr*<sub>10</sub> rechts

} nach dem Totalpräparat von Fig. 6.

Fig. 14. Drüse *Edr*<sub>8</sub> nach Totalpräparat. P.S.E. Hämalau. 444/1.

Fig. 15. Drüse *Edr*<sub>10</sub> links nach Totalpräparat der Fig. 6. 444/1.

Fig. 16. Peripheres Schwanzdrüsenpaar von der Dorsalseite der Flosse nach Totalpräparat. P.S.E. Hämalau.

Fig. 17. Von demselben Präparat terminales Schwanzdrüsenpaar. 444/1.

Fig. 18. Zwei Epithelzellen vom Schwanz desselben Individuums. 444/1.

Fig. 19. Schwanzepithelzelle mit Vacuole. P.S.E. Alaunkarmin. 444/1.

Fig. 20. Linke ventrale periphere Schwanzdrüse mit Vacuole. P.S.E. Hämalau. 444/1.

Fig. 21. Plattenepithelzelle von der Dorsalwand des Pharynx neben dem Flimmerbogen. Schnitt. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 666/1.

Fig. 22. Schnitt durch die vordere Gruppe der Kiemenzellen mit einem Plattenepithelkern des Pharynx aus einer Sagittalserie. P.S.E. Eisenhämatoxylin. 444/1.

Fig. 23. Flimmerbänder des Pharynx. Das dorsale Band und die von ihm ausgehenden Flimmerbögen sind ausgeführt, das ventrale Band mit roter durchbrochener Linie, die Kerne des Flimmertrichters mit roter Linie eingezeichnet. Nach einem Totalpräparat. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 444/1.

(Fig. 49, die nur aus technischen Gründen hier steht, siehe unter Taf. III.)

#### Tafel II.

Fig. 24. Schnitt quer durch die Kiemendrüse. Die Gegend zwischen den beiden Kiemen zeigend, mit dem ventralen Flimmerband. P.S.E. Alaunkarmin. 444/1.

Fig. 25 *a, b, c*. Drei von vorn nach hinten aufeinander folgende Querschnitte der Cardia. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 444/1.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch die Cardia. Ebenso.

Fig. 27. Aus einer Querschnittserie Schnitte: *a* durch das medioventrale Flimmerband, *b* durch die hintere Zellreihe des medioventralen Feldes, *c* durch die vordere Reihe desselben. 666/1.

Fig. 28. Sinneszelle der Oberlippe, *a* aus einem Sagittalschnitt, *b* aus einem Frontalschnitt. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 29. Vier Sinneszellen der Oberlippe (die vier mittleren) in Dorsalansicht aus einem Totalpräparat. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 30. Zwei Unterlippensinneszellen, etwas schräg durchschnitten. Daneben eine Drüsenzelle der Mundgegend und zwei Oberlippensinneszellen. 666/1.

Fig. 31. *a* Sinneszellreihe am unteren Rande des Pharynxeinganges nach einem Totalpräparat. *b* eine der Zellen in Sagittalschnitt. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 32. *a*, Sinnesplatte der Unterlippe in Flächenansicht; *b*, im optischen Durchschnitt, nach Totalpräparaten. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 33. Eine Kieme mit den benachbarten Kernen vom Plattenepithel des Pharynx nach Totalpräparat. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 34. Schnitt durch die hintere Kerngruppe einer Kieme. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 35. Ansicht der Kiemendrüse in einem Totalpräparat, das mit der Bauchseite nach oben lag. P.S.E. Alaunkarmin. 666/1.

Fig. 36. Stück aus einem Querschnitt, den dem Lumen zugekehrten Teil einer großen Kiemendrüsenzelle zeigend. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 666/1.

Fig. 37. Schnitt durch die vordere kleine Kiemendrüsenzelle. P.S.E. Eisenhämatoxylin. Eosin. 666/1.

Fig. 38. Stück der Kieme aus einem Frontalschnitt. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 39. Sagittalschnitt durch den Endostyl; oben vorn median, nach unten etwas seitlich abweichend. \* Öffnung des Endostyl; \*\* Klappe über demselben; † Stübchensaum. P.S.E. Eisenhämatoxylin, Eosin. 444/1.

Fig. 40. *a*, vorderer, *b*, hinterer, von zwei benachbarten Endostylquerschnitten durch die Gegend der vier mittleren unteren Zellen. 1000/1.

Fig. 41*a*. Aus einem Frontalschnitt die hintersten Kerne der Medialreihe; *b, c*, die Gestaltung der Zellgrenzen weiter abwärts; *d*, dieselbe in der Gegend des Kernes *Enm*<sub>3</sub>; *e*, im Vorderende das Endostyl, Zelle *Enm*<sub>1</sub> und die Zellgrenzen dieser Gegend. 1000/1.

## Tafel III.

Fig. 42. Gegend der Endostylöffnung von der Fläche gesehen, aus einem Frontalschnitt. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 666/1.

Fig. 43. Aus einer Sagittalschnittserie die Gegend der vier medialen unteren Kerne; *a*, der Stäbchensaum; *b*, weiter medial die schwarze Linie mit Flimmern. P.S.E. Eisenhämatoxylin, Eosin. 1000/1.

Fig. 44. Dasselbe, HERMANN, Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 45*a, b*. Die gleiche Gegend aus Frontalschnitten. *a*, die schwarzen Linien mit den quergeschnittenen Flimmern; *b*, aus dem nächst dorsalen Schnitt, ein Stäbchensaum; *c*, weiter dorsal die Anordnung der medialen Zellen. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 46. Schnitt durch den Eingang der Flimmergrube, aus einem Sagittalschnitt. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 666/1.

Fig. 47. Zellen der Flimmergrube nach einem Totalpräparat. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 48. Totalbild des Gehirns vom Rücken und ein wenig von vorn gesehen. Chrom-Osmiumsäure, Platinchlorid, Hämatoxylin-EHRLICH. Präparat von Prof. O. SEELIGER. 1000/1.

Fig. 49 (siehe Taf. I). Querschnittserie durch das Gehirn. Die im Querschnitt hoch-vorn gelegenen Kerne sind ausgeführt, die in der mittleren optischen Ebene gelegenen mit dem Umriß gegeben, von den tiefen ist der Umriß mit durchbrochener Linie gezeichnet. Rot sind im Schnitt die noch vom nächst vorderen ein wenig auf ihn übergreifenden Kerne umrissen. Die genaue Schnittrichtung zum Gehirn erhellt aus Textfig. 12. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 1000/1.

Fig. 50. Hauptcaudalganglion. Dorsalansicht. P.S.E. Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 51. *a*, linke, *b*, rechte Seitenansicht des Hauptcaudalganglion. Alaunkarmin. 1000/1.

Fig. 52. Querschnittserie durch das Hauptcaudalganglion. P.S.E. Eisenhämatoxylin. 1000/1.

Fig. 53 *a-i*. Die Ganglien des Rückenstranges. Alaunkarmin. 1000/1.

Fig. 54. Schnitt durch das Ende der Chorda, die letzte Zelle des Rückenstranges und die terminalen Schwanzdrüsen. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 444/1.

Fig. 55. Querschnitt durch den Pylorus dorsal und rechts weiter vorn, ventral viel weiter hinten getroffen. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 222/1.

Fig. 56. Aus einer Sagittalschnittserie, die beiden linken Zellringe des Pylorus aus drei Schnitten kombiniert. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 444/1.

Fig. 57. Aus einer Sagittalschnittserie der rechte Zellring des Pylorus, aus zwei Schnitten kombiniert. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 444/1.

Fig. 58. *a, b*, die dorsale Zelle des rechten Pylorusringes in Flächenansicht aus zwei Totalpräparaten. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 666/1.

Fig. 59. *a, b*, aus zwei successiven Sagittalschnitten die Zellen der Pylorusklappe. P.S.E. Eisenhämatoxylin-Eosin. 222/1.

Fig. 60. Sagittalschnitt durch den linken Teil des Dünndarmes. HERMANN, Eisenhämatoxylin. 444/1.

Fig. 61. Drei Sagittalschnitte durch die Schwanzwurzel, die dort gelegenen Zellen unbekannter Bedeutung demonstrierend. HERMANN-Eisenhämatoxylin. 444/1.

# Untersuchungen über die Sinnesorgane von *Onychodactylus*.

Von

**K. Okajima**

(Kyoto).

(Aus dem anatomischen Institut zu Kyoto.)

Mit Tafel IV, V und 6 Figuren im Text.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	172
I. Geruchsorgan . . . . .	173
1. Nasenkapsel . . . . .	173
2. Nasenhöhle und Nasenschleimhaut . . . . .	174
3. Feinerer Bau. . . . .	178
4. Organon vomero-nasale . . . . .	181
5. Nasenmuskeln . . . . .	183
II. Gehörorgan. . . . .	184
1. Ohrkapsel . . . . .	184
2. Häutiges Labyrinth. . . . .	188
Perilymphatisches Gewebe. . . . .	195
Hörnerv. . . . .	196
3. Feinerer Bau. . . . .	198
III. Sehorgan . . . . .	204
1. Äußere Betrachtung . . . . .	204
2. Äußere Augenhaut . . . . .	205
a. Die Sclera . . . . .	205
b. Hornhaut . . . . .	207
3. Mittlere Augenhaut. . . . .	209
a. Chorioidea . . . . .	209
b. Ciliarkörper . . . . .	210
c. Iris. . . . .	212
4. Innere Augenhaut oder Retina. . . . .	213
Sehnerv. . . . .	219
5. Linse und Glaskörper. . . . .	221
a. Linse. . . . .	221
b. Glaskörper . . . . .	225
c. Strahlenbändchen . . . . .	225

	Seite
6. Neben- und Hilfsorgane des Auges. . . . .	226
a. Augenlid und Bindehaut . . . . .	226
b. Augendrüse . . . . .	227
c. Tränenmasengang . . . . .	229
d. Augenmuskeln. . . . .	230
7. Augenhöhle . . . . .	233
Literatur . . . . .	234
Figurenerklärung. . . . .	238

Betreffs der Morphologie von *Onychodactylus* sind mir nur drei Arbeiten bekannt geworden. In der »Fauna japonica« von SIEBOLD schreiben TEMMINEK und SCHLEGEL (42) nur über die äußere Gestaltung, Verbreitung, Laichperiode und offizinelle Benutzung des Tieres; auch findet man daselbst eine kurze Skizze bezüglich des Skelettes, der Drüsen und der Larven. Was aber die Sinnesorgane angeht, so beschränken sie sich nur auf einige Worte über das äußere Aussehen des Augapfels. Die englische Arbeit von BOULENGER, die TAGO (07) mit reichlichen Ergänzungen ins Japanische übersetzt hat, überschritt auch das Gebiet der ganz allgemeinen Beschreibung nicht.

Seit einigen Jahren habe ich mich mit dieser wenig untersuchten Amphibie beschäftigt, um den Befund systematisch darzustellen und zuletzt einen zusammenfassenden Schluß zu geben, in welchem die vergleichend-anatomischen Befunde an den Tag gebracht und zugleich die morphologische Stellung näher festgestellt werden. Als den ersten Anfang dieser Untersuchung publizierte ich zum ersten Male vor kurzem die Osteologie (08) des Tieres; und andre Untersuchungen sind jetzt schon in Vorbereitung. Ich hoffe, daß die Veröffentlichungen meiner Untersuchungen reihenweise folgen sollen.

Bevor ich zu speziellen Besprechungen der einzelnen Sinnesorgane übergehe, will ich hier über das Material und die Untersuchungsmethode eine kurze Übersicht geben. Was mein Material anbetrifft, so benutzte ich eine große Anzahl von ausgewachsenen Tieren und Larven vor der Metamorphose; jene waren in Formol konserviert, die Fixierung erwies sich aber nicht als genügend für das Studium der feineren Bauverhältnisse der Organe. Aber diese Mängel sind zum Teil durch Larven ersetzt, welche mir lebend in die Hand gekommen waren und die Herr N. TAKAMI zu HOKONE, dem Wohnort des Tieres, mir mit größter Freundlichkeit zur Verfügung stellte. Ich spreche ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank aus.

Mehrere Schnittserien sind angefertigt aus obigem Material, das vorher in Celloidin oder Paraffin eingebettet war. Als Färbmittel wurden hauptsächlich Hämatoxylin, Eosin, WEIGERTS Eisenhämatoxylin, Häkalaun gebraucht. Zerzupfen und Isolierung waren öfters gebrauchte Untersuchungsmethoden bei dieser Arbeit. Auch findet hier natürlich die makroskopische Präparation unter der Lupe ihre Anwendung. Um das sehr feine und zarte häutige Labyrinth zu orientieren, wurde ein 60mal vergrößertes Wachsplattenmodell angefertigt.

## I. Geruchsorgan.

### 1. Nasenkapsel.

Das Nasenskelet von *Onychodactylus* habe ich schon in meiner Publikation über die Knochenlehre (08) des Tieres kurz skizziert. Das Geruchsorgan liegt in der Nasoethmoidalregion des Chondrocranium eingekapselt; dazu kommen mehrere Knochenstücke zur Verstärkung der Nasenkapsel. Über die Gestalt der letzteren, sehr unregelmäßigen, kann man im großen und ganzen zwei seitliche blasige und eine mittlere, mehr solide Abteilung unterscheiden, von denen die erstere dem jederseitigen Nasenschleimhautsack Obdach liefern, während die letztere, die Nasenseidewand bildend, im Innern einen beträchtlich weiten Hohlraum bildet. Die blasige Abteilung ist sowohl am vorderen wie am hinteren Ende mit je einer rundlichen Öffnung ausgestattet, das vordere knöcherne äußere Nasenloch und die hintere knöcherne Choane.

Als verstärkende Knochenstücke der Nasenkapsel, welche die Nasoethmoidalregion von außen verstärkend bedecken, sind zu nennen: oben der spießartige Fortsatz des Prämaxillare, das Nasale, der Processus frontalis des Maxillare, das Prämaxillare und ein Teil des Frontale; außen-unten das Prämaxillare, Maxillare und Vomer (Fig. 1—4, Taf. IV).

An gewissen Stellen entbehrt die Nasenkapsel der Knorpelsubstanz (Nasoethmoidalregion); daraus geht das direkte Anliegen der Nasenschleimhaut auf dem Knochengebilde hervor. Solche Stellen, wo sozusagen die Nasenkapsel weite Lücken aufweist, trifft man auf dem medialen umfangreichen Bereiche der dorsalen sowie ventralen Nasenhöhlenwand.

Das knöcherne äußere Nasenloch stellt ein rundliches Loch dar, dessen Öffnungsebene nach vorn-oben-außen schaut. Es trägt eine doppelte Umrandung, knöcherne und knorpelige. Die äußerst weite knöcherne Umrandung kommt durch das Nebeneinanderliegen von

vielfachen Knochenstücken zustande, oben dem Nasale und Prämaxillare, außen-unten dem Maxillare, und innen-unten dem Prämaxillare, während die knorpelige Umrandung sich von der ersteren konzentrisch weit vorschiebt und nur ein sehr enges Loch umgreift.

Als die knöcherne Choane kann man sich einen unregelmäßigen Einschnitt am Hinterrand des Vomer vorstellen. Ihr hinterer Umfang ist knorpelig, der mediale knöchern und der laterale von gemischter Natur. Ein platter Fortsatz, welcher von der den lateralen Umfang der Choane ausmachenden Knorpelsubstanz ausgeht, rückt weiter hinten vor und bildet den gleich zur Sprache kommenden, sog. Gaumenfortsatz (Fig. 4 *Gaum*).

Die Nasenseidewand wird, wie oben bemerkt, durch die Mittelabteilung der Nasoethmoidalregion hergestellt. Sie enthält innen einen weiten Hohlraum, das Cavum intermaxillare s. internasale (*C.int*), dessen untere Wand stets fehlt; sie kommuniziert demnach direkt mit der Mundhöhle und beherbergt in sich eine ansehnliche Masse von Drüsenschläuchen der Glandula intermaxillaris. Auf Frontalschnitten sieht diese Abteilung viereckig aus und repräsentiert mit ihrer hinteren Fläche die vordere Begrenzung der Schädelhöhle.

Was die Kommunikation der Nasenhöhle anlangt, so sind, abgesehen von den eben bemerkten beiden Nasenlöchern, noch der Canalis olfactorius und Canalis nasolacrymalis hervorzuheben. Der erstere ist weit und kurz, verbindet Schädel- und Nasenhöhle untereinander, den hintersten Teil des Nasenknorpels durchbohrend, und läßt durch sich die Olfactoriusbündel durchgehen. Der Canalis nasolacrymalis, dessen nähere Schilderung später gegeben wird, vermittelt die Verbindung zwischen Nasen- und Augenhöhle. Er öffnet sich, nachdem er das Prämaxillare durchbohrt hat, an der lateralen oberen Wand des vorderen Abschnittes der Nasenhöhle in diese. Außerdem befinden sich noch mehrere Löcher und Kanäle am Nasenkapselknochen sowie -knorpel, welche alle Gehirnnervenästen und Blutgefäßen Passage liefern.

## 2. Nasenhöhle und Nasenschleimhaut.

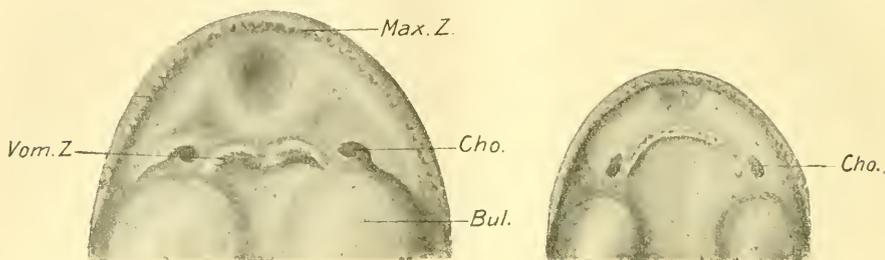
In bezug auf die Form, von welcher man sich auf dem Frontalschnitt der membranösen Nasenhöhle (Fig. 1—4, Taf. IV) überzeugen kann, nimmt unser Tier eine Mittelstellung ein zwischen Tritonen einer- und Salamandern andererseits, steht jedoch den letzteren viel näher. Auf Frontalschnitten durch die Gegend des äußeren Nasenloches, das rundlich und sehr klein ist, sieht die Nasenhöhle unregelmäßig

dreieckig aus. Schon hier beginnt eine nach lateral-unten ziehende Ausstülpung, die den Anfangsteil der seitlichen Nasenrinne andeutet. Nach hinten zu gewinnt dieselbe allmählich eine horizontale Lage und empfängt außen-oben die Einmündung des Ductus nasolacrymalis; sie hat einen viel engeren Hohlraum als die Hauptnasenhöhle, von welcher sie sich noch durch die respiratorische Epithelbekleidung unterscheidet. Dann mündet in sie das große kugelige Organon vomeronasale ein. Als die Grenze der seitlichen Nasenrinne und Hauptnasenhöhle kann man sich eine von der oberen Nasenhöhlenwand herabragende, geknickte Falte vorstellen, welche aus dem knorpeligen Vorsprung der Nasoethmoidalregion hervorgegangen ist. Dies ist nichts anderes, als die sog. Muschelbildung, welche WIEDERSHEIM (77) bei *Plethodon glutinosus*, BRUNER (02) beim Salamander (als Turbinal) schilderten. Andre Autoren bildeten sie ab und beschrieben sie mannigfaltig. Ich erinnere an eine ausführliche Beschreibung WIEDERSHEIMS und will hier, mich bloß auf deren Wiedergabe beschränkend, eine eigne langweilige Darlegung vermeiden, wengleich jene Bildung bei unserm Tier eine viel unbedeutendere ist. »Wir haben in dieser Bildung, welche als lange Leiste fast an der ganzen äußeren Circumferenz des Cavum nasale bis<sup>o</sup> in die Choanengegend sich hin erstreckt, eine Muschelbildung von der vollkommensten Form zu erblicken. Somit tritt eine solche nicht erst, wie man bis jetzt annahm, bei den Anuren auf, sondern charakterisiert schon die niedrige Ordnung der Urodelen, und man kann demgemäß im äußeren Bereich des Cavum nasale mit vollem Recht von einem Meatus inferior und superior sprechen. Ersterer verflacht sich nach hinten zu immer mehr, da die Concha mit dem Niedrigerwerden des Cavum maxillare hier mehr basalwärts rückt.« Eine Strecke weit von der Choanenausmündung rückt die Nasenhöhle nach hinten kuppelförmig vor.

Erst von den Caducibranchiata an tritt, nach SEYDEL (95), eine kommaförmige Choanenbildung auf, welche auch bei unserm erwachsenen Tiere beobachtet wird (Textfig. 1). Das stumpfe Ende des Kommas schaut vorn-medial, während der verjüngende Schwanz, vorn-lateral vom lateralen Ende der Vomerzahnreihe liegend, nach hinten-lateral zieht und die ungefähre Fortsetzung der letzteren bildet. Der den Schwanz des Kommas lateral begrenzende Rand bildet einen dünnen Lappen, welcher im vorderen Abschnitt besonders deutlich ausgeprägt ist und hier in sich die vom lateral-hinteren Teil der Nasoethmoidalregion horizontal nach hinten hervorgehende Knorpelsubstanz einschließt. Dieser knorpelige, dorsoventral stark abgeplattete Fortsatz wird, wie

schon angegeben, als Gaumen- oder Antorbitalfortsatz (*Gaum* Fig. 4, Taf. IV) bezeichnet; er endigt, hinten sich allmählich verjüngend, frei. Wie SEYDEL bei andern Urodelen gesehen hat, ist das Aussehen der Choane vor der Metamorphose auch bei *Onychodactylus* ein andres, und zwar nicht kommaförmig, sondern ellipsoid (Textfig. 2); hier fehlt eine sekundäre Choane.

Über den Binnendurchmesser der membranösen Nasenhöhle sind hier noch einige Worte zuzufügen. Am vordersten Teil der Nasenhöhle, wo auf Frontalschnitten diese dreieckig aussieht, ist zwischen



Textfig. 1.

Textfig. 2.

Fig. 1. Choane des ausgewachsenen Tieres; 4fache Vergrößerung. *Cho.*, Choane; *Bul.*, Augapfel; *Max.Z.*, Maxillarzähne; *Vom.Z.*, Vomerzähne. — Fig. 2. Choane der alten Larve vor der Metamorphose; 4mal vergr. *Cho.*, Choane.

dem Höhen- und Querdurchmesser kein Unterschied zu erkennen. Nach hinten nimmt aber der Querdurchmesser nach und nach zu, während die Höhe bedeutend abnimmt, so daß die dorsale und ventrale Wand der Nasenhöhle nur durch einen sehr engen Spaltraum voneinander geschieden sind. In der Umgebung der Choane herrscht ein umgekehrtes Verhalten. Immer gewährt aber die seitliche Nasenrinne dasselbe Verhältnis; sie trägt einen beträchtlich niedrigeren Höhendurchmesser und scheint stets spaltförmig zu sein.

Auf Frontalschnitten erkennt man leicht, daß die Längsachse der Nasenhöhle nicht rein horizontal liegt, sondern etwas von medial-oben nach lateral-unten geneigt steht, während die der seitlichen Nasenrinne nach den Stellen ein verschiedenes Verhalten aufweist; am hinteren größeren Abschnitt ist sie besonders groß und beschreibt einen Bogen, mit der Konvexität dorsal gerichtet.

Die *Pars olfactoria* und *Pars respiratoria*. Diese für gewöhnlich gebräuchliche Unterscheidung der beiden Partes ist, wie die Autoren bei andern Urodelen sehen, auch bei unserm Tiere nicht eine absolut begrenzte. Dennoch können die Hauptnasenhöhle als *Pars olfactoria*, die seitliche Nasenrinne, mit Ausnahme des Organon

vomero-nasale, als Pars respiratoria angenommen werden. Das Nähere verhält sich folgendermaßen. Zunächst vom äußeren Nasenloch eine kurze Strecke weit herrscht das Cyliinderepithel. Indem dasselbe bald plötzlich in verdicktes Riechepithel übergeht, kommt zwischen dem letzteren und äußeren Nasenloch eine kreisförmige Vertiefung zustande. Eine seichte Furche, die von dem lateral-unteren Rande des Nasenloches und dem beginnenden Riechepithel eingefasst wird, weist den Anfangsteil der seitlichen Nasenrinne auf, die nach hinten hin, durch ihre ganze Länge mit Cyliinderepithel ausgekleidet, den Ductus respiratorius vorstellt. An der Stelle, wo das Organon vomero-nasale aufgetreten ist, hört die seitliche Nasenrinne auf und trägt es Riechepithel. Auch die Hauptnasenhöhle hat teilweise Cyliinderepithel; an einer kurzen Strecke der medialen Wand besitzt sie eine schmale, caudo-oral ziehende Cyliinderepithelzone, welche nach SEYDEL erst von den Tritonen ab beginnt und sog. »Rückbildung der spezifischen Elemente an der niedrigen medialen Wand« andeutet. Gegen die Choane zu werden die dorsalen und ventralen Wände beiderseits allmählich vom respiratorischen Epithel besetzt, das im Bereiche des kuppelförmigen hinteren Endes der Nasenhöhle eine ausschließliche Ausbreitung findet.

Soweit es sich um die Dicke des membranösen Nasensackes handelt, trifft man je nach der Stelle eine bedeutende Verschiedenheit an. Am dicksten ist die mediale Wand, worin reichliche Blutgefäße, Nerven und Drüsenmassen eingebettet sich finden; dann kommt die ventrale, und am dünnsten ist die laterale, so daß hier das Epithel ohne bindegewebige Unterlage direkt dem umgebenden Hartgebilde anliegt.

Was die Knospenbildung des Riechepithels anlangt, so sagt BLAUE (84), daß die Geruchsknospe, welche von ihm zuerst bei Fischen und gewissen Urodelen erwähnt wurde, der in der Haut vorkommenden Endknospe homolog und durch spezifische Differenzierung des äußeren Hautstückes entstanden ist; demnach ist sie primäre Bildung und es erfolgt durch das Konfluieren der Knospen die bei höheren Tieren vorkommende zusammenhängende Riechepithellage. Hiergegen bringt MORENO (86) vollständig entgegengesetzte Ansichten vor; nach diesem Autor, der entwicklungsgeschichtlich untersucht hatte, weist das Riechepithel anfänglich eine zusammenhängende Lage auf, welche durch nachherige funktionelle Anpassung erst sekundär zur Knospenbildung kommt. Auch von vielen Autoren (siehe unter feinerem Bau), welche die Nervenendigung in Riechepithelzellen durchforschten, wird die BLAUESche Theorie völlig abgewiesen.

KAMON (04), der eine vergleichend-histologische Untersuchung angestellt hat, kommt zu anderer Ansicht als BLAUE.

Bei unserm Tiere bildet die Riechschleimhaut keine Knospe im Sinne von BLAUE, nach welchem solche bei Tritonen vorkommt und beim Salamander vermißt wird, sondern eine kontinuierliche Lage. BLAUE sagt noch, daß der fischartige Typus des Geruchsorgans auf sämtliche Ichthyoden sich erstreckt.

Das Organon vomero-nasale besitzt keine vollständige Knorpelhülle, wie dies ebenfalls bei Tritonen und dem Salamander der Fall ist; an dessen hinterem Anteil, wo der Knorpel fehlt, ist seine Hülle zum Teil durch das Maxillare ersetzt.

### 3. Feinerer Bau der Nasenschleimhaut.

Es gibt äußerst zahlreiche Untersuchungen, welche sich auf die Riechschleimhaut von Wirbeltieren beziehen; ich erinnere besonders an die von ECKHARD, ECKER, M. SCHULZE, BRUNN, RETZIUS, DOGIEL, BLAUE und EHRLICH.

M. SCHULZE<sup>1</sup> veröffentlicht eine grundlegende Arbeit über Riech-, Epithel- (Stütz-) und Basalzellen, und seine genialen Ansichten beherrschen heute noch das von Autoren vielfach diskutierte Gebiet der morphologischen Wissenschaft. Er war der erste, der für ECKERS Ersatzzellen und für ECKHARDS kernführende Fasern den Namen der »Riechzellen« gewählt hat; der von ihm damals erwartete direkte Zusammenhang der Olfactoriusfasern mit den Riechzellen wurde nachher mit voller Sicherheit von EHRLICH, DOGIEL, RETZIUS u. a. konstatiert. Zum ersten Male braucht EHRLICH (86) seine Methylenblaumethode für Nervenfaserstudien der Riechschleimhaut. RETZIUS (92, 92, 94) wendet auch zum gleichen Zweck Silberimprägnation an. An den Riechzellen unterscheidet DOGIEL (87) drei Formen: SCHULZESCHE Riechzellen, Riechstäbchen und Riechzapfen, welche alle nach ihm bei Ganoiden und Amphibien vorkommen; auch über die BOWMANNSCHE Drüse macht er eine ausgiebige Studie.

Die Riechschleimhaut des *Onychodactylus* besteht, wie gewöhnlich, aus dem Epithel, der Basalmembran und dem subepithelialen Gewebe. Das erste teilt sich in respiratorischen und riechenden Teil. Im subepithelialen Gewebe befinden sich reichliche Blutgefäße, Nerven, Drüsen und Pigmentzellen.

<sup>1</sup> Zit. bei DISSE.

### A. Epithel.

a. Das respiratorische Epithel, welches die schon angegebene Ausbreitung aufweist, ist das geschichtete Flimmerepithel. Die oberflächlichen Zellen sind kubisch, mit schmaler Basis und länglichem Kerne ausgestattet. Dann folgt eine mehrschichtige Zellenlage, in deren Grund unregelmäßig geformte Kerne enthaltende Basalzellen eingebettet liegen. Am freien Rande zeigt die oberflächliche Zelle eine dünne dunkle Saumbildung; die Flimmern sind fein und in der seitlichen Nasenrinne besonders deutlich und lang ausgeprägt. Der Kern ist granuliert und der Zelleib enthält sehr geringes fein granuliertes Protoplasma. Wenige Becherzellen finden sich zerstreut hier und da, deren angeschwollener, bauchförmiger Zelleib auf die benachbarten Cylinderzellen Seitendruck ausübt.

b. Das Riechepithel. Das eine zusammenhängende Lage herstellende Riechepithel setzt sich aus zwei verschiedenen Zellformen: Riech- und Epithelzellen (Stützzellen) zusammen.

Einen rundlichen Kern enthaltend, welcher fast den ganzen Zelleib einnimmt, trägt die Riechzelle zweierlei Fortsätze, von denen der periphere dünn, lang, stäbchenförmig ist und sehr feine Granulation aufweist; während der centrale dagegen äußerst fein ist, in seinem Verlauf mehrere feine Verdickungen oder Varikositäten repräsentiert und demnach perlenstabförmig aussieht.

Was die Epithelzellen anbetrifft, so kann man sie sich als ziemlich lange, fast spindelförmige Kerne führende Zellen vorstellen, welche ebenfalls mit zweierlei Fortsätzen ausgestattet sind. Der periphere Fortsatz ist viel breiter als der der vorigen Zellart, und infolgedessen trägt er eine reichlichere Körnermasse. Der centrale Fortsatz sieht ganz homogen und zickzackig gerändert aus und hat scharfen Kontur; sein die Lamina propria erreichendes Ende ist meist unregelmäßig gestaltet, hakenförmig geknickt oder gabelig geteilt.

Diese Befunde von zweierlei Zellarten beruhen hauptsächlich auf Isolationspräparaten. An Schnittpräparaten konnte ich Riechhaare feststellen.

Tief zwischen diesen beiden Zellarten liegen unregelmäßige Kerne führende und unregelmäßig geformte Basalzellen.

### B. Das subepitheliale Bindegewebe

besteht aus einem bindegewebigen Netzwerk, welches hier und da längliche Kerne führt und, Epithelschicht und umgebendes hartes Gebilde miteinander verbindend, den zwischen diesen beiden entstandenen Raum

ausfüllt. Seine Dicke schwankt örtlich sehr, so daß sie an der medialen Wand am dicksten ist, dann die ventrale kommt und die laterale sich als die dünnste erweist. Um die Drüsen, Nerven und Blutgefäße bildet das subepitheliale Gewebe stets eine etwas verdickte Lage, welche jene in der Art einer Hülle umgibt. Die Ausbreitung der Pigmentzellen in dieser Schicht ist eine verhältnismäßig geringe, nur an der seitlichen Nasenrinne, dem Organon vomero-nasale, der Einmündungsstelle vom Ductus naso-lacrymalis und der medialen Nasendrüsen bilden sie mehr oder weniger ausgeprägte Anhäufungen.

Zwischen dieser Schicht und dem Epithel befindet sich eine unbedeutende Bindegewebslage, die für gewöhnlich als Basalmembran bezeichnet wird; an meinen Präparaten scheint mir die Selbständigkeit dieser Membran, wegen ihrer schwachen Ausbildung, eine sehr fragliche zu sein.

### C. Die Drüsen

teilen sich in drei verschiedene Kategorien: Glandulae olfactoriae, Gl. nasales externae und Gl. Jacobsonii.

a. Die Glandulae olfactoriae oder BOWMANSchen Drüsen befinden sich unter dem Riechepithel. Sie sind einfach-tubulös; ihr flaschenförmiger Drüsenkörper ist direkt unter dem Epithel gelegen, während der sehr schmale Ausführungsgang, relativ weites Lumen aufweisend, durch die Epithelschicht aufsteigt und schließlich an der freien Oberfläche der letzteren ausmündet. Der Drüsenkörper wird aus Zellengruppen von unregelmäßiger, polygonaler Form zusammengesetzt, deren Zelleib hell ist und außer der feinen Granulation noch feines Netzwerk zeigt. Der Kern ist rundlich oder etwas länglich, liegt nach der Basalmembran hin geneigt, mit seiner Längsachse senkrecht stehend. Am Ausführungsgang ist die Zelle bedeutend dünner und lang gezogen, und ihre Längsachse steht denen des Ganges parallel; der Kern ist hier ebenfalls äußerst platt geworden. Was das Drüsenlumen anlangt, so ist es am Körperteil sehr eng, während es am Ausführungsgang auffallend weiter wird und hier grobe Secrettropfen enthält.

b. Die Glandulae nasales externae (SEYDEL) oder oberen Nasendrüsen (BORN) repräsentieren einen bedeutenden Haufen von ziemlich großen Drüsenschläuchen, welche auf der dorsalen lateralen Nasenkapselwand zwischen dem Corium der Oberhaut und dem harten Gebilde der Kapsel ihre Lage einnehmen. Sie erstrecken sich hinten auf das Nasale, Präfrontale und die Nasenkapsel, vorn erreichen sie das vordere Ende des M. constrictor naris, wo sie oben-innen vom

äußeren Nasenloch, die äußere Haut durchbohrend, nach außen ausmünden.

Die Längsachse der Drüenschläuche steht stets caudo-oral. Ihr hinteres angeschwollenes Ende stellt das Endstück dar, welches, ein ziemlich weites Lumen führend, aus einschichtigen, ziemlich hohen Cylinderzellen aufgebaut wird. Deren Kern ist rundlich, der Zellbasis genähert gelegen; der Zelleib, der am Endstück am höchsten ist und vorwärts, dem Schmalwerden des Kalibers und Lumens des Drüenschlauches entsprechend, nach und nach an Höhe abnimmt, ist fein granuliert. Die umgebende bindegewebige Membrana propria enthält längliche Kerne und hängt mit dem die naheliegende Knochen- und Knorpelsubstanz und den *M. constrictor naris* bedeckenden Bindegewebe und mit dem Corium innig zusammen. Hier ist auch das Umspinnen der Pigmentzellen zu erkennen.

In bezug auf das Bauverhältnis ähnelt die obere Nasendrüse völlig der Glandula intermaxillaris, welche von den zwei andern Nasendrüsen insoweit differiert, wie man sich von vorstehender und nachfolgender Beschreibung leicht überzeugen kann.

c. Die JACOBSONSchen Drüsen (SEYDEL) oder unteren Nasendrüsen (BORN) (*u.N.d* Fig. 1—4. Taf. IV) erstrecken sich unter der Ventralwand des Nasensackes vorn auf den Nasenknorpel, hinten auf den Vomer. Drüenschläuche bilden miteinander zusammenhängend einen großen Strang, der entlang dem Boden der Nasenhöhle von hinten-medial-oben nach vorn-lateral-unten zieht. Ihr hinteres Ende reicht bis zur Austrittsstelle des Olfactorius aus dem Canalis olfactorius zwischen Nasenscheidewand und membranösem Nasensack. Weiter vorwärts nach außen-unten laufend, kommen die Drüsen unterhalb des JACOBSONSchen Organs zu liegen, und endlich münden sie mit mehreren Ausführungsgängen, das vordere mediale Blindstück des Organs durchbohrend, in die Nasenhöhle aus.

Die Hauptmasse der Drüsenkörper, wie eben erwähnt, liegt medial-unten vom Nasensack. Der Drüsenkörper ist vielfach verästelt, cylindrisch und weist ein enges Lumen auf. Die Zelle ist dunkel, trägt im basalen Anteil einen rundlichen Kern. Peripher verjüngt sich der Schlauch allmählich, und dementsprechend gewinnen die auskleidenden Zellen und Kerne nach und nach eine mehr oder weniger langgezogene Form.

#### 4. Organon vomero-nasale.

Seit alters her ist das Organon vomero-nasale ein interessanter morphologischer Gegenstand gewesen, mit welchem viele Autoren eifrig

sich beschäftigt hatten. Über das Organ der Urodelen herrschen heute noch abweichende Ansichten. Für die seitliche Rinne der Nasenhöhle, die von BORN (76) und WIEDERSHEIM (77) als Kieferhöhle (Sinus maxillaris) angenommen wurde, empfiehlt SEYDEL (95) zuerst die Benennung JACOBSONSches Organ (noch früher GOETTE [75] und FLEISCHER<sup>1</sup>) und fügt dabei noch zu: »bei Amphibien ist das Homologon der Kieferhöhle nie vorhanden, welche nichts anderes ist, als das durch seitliche Verlagerung zustande kommende JACOBSONSche Organ. Es ist der ventrale Ast des Olfactorius, der hier in Frage kommt; ein Zweig innerviert das JACOBSONSche Organ; bevor er aber dieses erreicht, gibt er noch feine Seitenzweige ab, die zur Regio olfactoria treten (*Siredon* und Salamanderlarve).« — »Mit Recht wirft LEE ein, daß das JACOBSONSche Organ nicht die Ursache ist für die Teilung des Olfactorius in seine zwei Äste. Das Organ tritt im Gebiete des ventralen Astes auf und wird von den Zweigen desselben versorgt, gerade so wie die benachbarte Riechschleimhaut. Erst mit der höheren Ausgestaltung des Organs gewinnt auch der JACOBSONSche Nerv eine gewisse Selbstständigkeit.« BURCKHARDT (91) erkannte bei *Triton* das Vorhandensein des Organs an. MIHALCOVICS (99) ist aber zu der Ansicht gekommen, daß das JACOBSONSche Organ bei Urodelen nie ausgebildet ist, sondern erst von den Anuren an auftritt. Das von SEYDEL u. a. als das betreffende Organ angesehene Gebiet ist nur ein Teil der Nasenhöhle, welcher entwicklungsgeschichtlich der Umwandlung zum respiratorischen Epithel vom Sinnesepithel sich nicht unterworfen hat und in dem Sinnesepithel übrig bleibt. Er erkannte demnach die Kieferhöhle bei Urodelen an. Er sah auch, daß der in Frage kommende Teil außer dem ventralen Aste noch vom dorsalen ein kleines Ästchen empfängt. HINSBERG (01, 02) bezeichnet diesen fraglichen Teil als den »unteren Blindsack« und sagt dabei: »Unter diesen Umständen ist es bei dem heutigen Stand unsrer Kenntnisse vielleicht vorsichtiger, für JACOBSONSches Organ der Amnioten und unteren Blindsack der Amphibien eine Analogie, nicht Homologie, anzunehmen, bis etwas weitere Grundlagen für die Beurteilung der Frage gewonnen sein werden.« PETER (06) sagt: »Schwieriger zu beurteilen sind die Verhältnisse bei den Amphibien. Ziemlich allgemein ist der untere Blindsack, der sich aus der medialen Wand des Riechsackes im Bereich des Sinnesepithels ausstülpt, als JACOBSONSches Organ bezeichnet worden; die Lage scheint allerdings die typische zu sein, und das Verhalten der zu diesem Blind-

<sup>1</sup> Zit. in MIHALCOVICS (99).

sack gehörigen Drüse, welche wie bei Reptilien weit vor den übrigen Nasendrüsen erscheint, ist ein gewichtiger Grund für die Homologie. Indes ist daran zu erinnern, daß die Entwicklung des Geruchsorgans bei den Amphibien schon sehr früh einen ganz abweichenden Weg einschlägt; das Lumen bildet sich völlig anders als bei den Amnioten, und die mediale Wand enthält daher von Anfang an ganz andres Material als bei den übrigen Wirbeltieren. Auch die Zeit der Ausstülpung des unteren Blindsackes ist auf ein viel späteres Entwicklungsstadium verschoben, als mit dem Auftreten des JACOBSONSchen Organs vereinbar wäre. Ob man den einen oder andern Gründen mehr Wert beilegt, ist subjektives Empfinden. Ich stehe einer Benennung des unteren Blindsackes der Amphibien als JACOBSONSches Organ nicht sympathisch gegenüber und möchte diese Bezeichnung auf die oben charakterisierte Bildung der Amniotennasen beschränkt wissen. « Bei Cryptobranchiaten erkannte ANTON (08) auch ohne weiteres das Vorhandensein eines betreffenden Organs an.

Bei *Onychodactylus* kann ich dem Vorhandensein des Organs (*O.v.n* Fig. 2, Taf. IV) nicht widersprechen, da der am Anfangsteil der seitlichen Nasenrinne, von der andern respiratorischen Abteilung scharf begrenzte kugelige Teil ein gut ausgeprägtes Riechepithel trägt und folgende eigentümliche selbständige Innervation hat.

Bereits beim Austreten aus dem Lobus olfactorius teilt sich der Olfactorius in drei, zuweilen vier große Äste. Der eine bemerkliche Zweig [*Ol(l)* Fig. 1—4, Taf. IV], der am frühesten entspringt, zieht unter dem Nasensack entlang, an dessen unterer Wand außen-vorn; er erreicht die ventrale Seite des JACOBSONSchen Organs und endigt, dieses umgebend, dort. Zwei andre Äste gehen fast gleichzeitig aus; der eine repräsentiert den dorsalen Ast [*Ol(d)* Fig. 1—4, Taf. IV], der zweite den ventralen [*Ol(v)* Fig. 1—4, Taf. IV], welche beide entlang den betreffenden Seiten des Nasensackes nach vorn-außen ziehen und, sich feiner teilend, am naheliegenden Riechepithel ihr Ende finden. Es ist daraus leicht zu ersehen, daß von Anfang an ein selbständiger Olfactoriusast ausschließlich zum JACOBSONSchen Organ geht und die seitliche Verschiebung seines Verlaufes sehr viel stärker ist als bei zwei andern Ästen. Ich nenne diesen eigentümlichen Ast wohl mit Recht JACOBSONSchen Nerven. Die Dicke der drei bzw. vier Stämme ist beiläufig gleich.

## 5. Nasenmuskeln.

Ich meine, hier an einer geeigneten Stelle zu sein, mich mit den Nasenmuskeln etwas zu beschäftigen.

Über die Nasenmuskeln der Amphibien haben wir mehrere Arbeiten vor uns, darunter ich gern an die neueren und ausführlicheren von BRUNER erinnere. Hier kann die vielfache Nomenklatur der alten Autoren (ZENKER, DUGÈS u. a.) nicht wiedergegeben werden. BRUNER (99, 02) sagt: »The muscle apparatus for closing and opening the external nares of the Salamanders consists in certain genera (*Salamandrina*, *Spelerpes*, *Diemyctylus*) of two muscles only: a constrictor naris and a dilatator naris. In the other genera (*Salamandra*, *Plethodon*, *Desmognathus*, *Triton*, *Amblystoma*) a second dilatator (dilatator naris accessorius) also occurs.« Die Benennung dieser Muskeln verdankt man diesem Autor. Er sagt noch (96): »Besonders interessant ist das Vorhandensein des Nasenmuskelapparates bei lungenlosen Salamandriden.«

Der *Onychodactylus* gesellt sich zum »lungenlosen Salamander« und hat nur zwei Nasenmuskeln, M. constrictor und dilatator naris, welche beide durchaus aus glatten Muskelfasern bestehen.

a. M. constrictor naris. Ein dicker, starker Muskel (*M.con* Fig. 2, Taf. IV), welcher das äußere Nasenloch halbkreisförmig von hinten umgreift. Er haftet am medial-oberen freien Rande des das äußere Nasenloch umgebenden Präfrontale, am knöchernen Halbkanal für den Ductus naso-lacrymalis und am unteren Nasenknorpelrand anderseits. Der Constrictor entspricht gerade dem Anfangsteil der Muschelwulst und scheint in die Nasenhöhle vorgesprungen zu sein.

b. M. dilatator naris stellt eine seitlich stark abgeplattete, dünne Muskelplatte (*M.dil* Fig. 2, Taf. IV) dar, welche von hinten nach vorn zieht. Auf Frontalschnitten steht sie demnach senkrecht. Er geht hinten von der Nasenkapsel und der äußeren Fläche des Präfrontale aus und zieht, den vorigen Muskel von lateral-unten umgreifend, vorwärts, um allmählich in die Duplicatur der äußeren Haut, die das äußere Nasenloch von unten begrenzt, überzugehen.

Beide Muskeln sind nebeneinander gelegen und ein Teil ihrer Fasern scheint miteinander verflochten. Die Richtung des Faserlaufes beider Muskeln ist eine vollauf entgegengesetzte, so daß man auf Schnittpräparaten die beiden voneinander mit voller Deutlichkeit unterscheiden kann.

## II. Gehörorgan.

### 1. Ohrkapsel.

\* Auf die Ohrkapsel habe ich gleichfalls schon kurz in der Skelettlehre des Tieres meine Aufmerksamkeit gerichtet; hier soll nur ihr näheres Verhalten in Betracht gezogen werden.

Es handelt sich um das Petrosooccipitale, den seitlichen Abschnitt der hinteren massiven Schädelabteilung, welches die äußerst voluminöse Ohrkapsel (Fig. 8—15, Taf. V) herstellt. Sein vorderer, protischer, wie hinterer opisthotischer Anteil empfängt mit seiner Innenwand die vordere bzw. hintere Kuppel der Ohrkapselhöhle. Die centrale große Abteilung der medialen, ventralen wie dorsalen Wandungen der Kapsel besteht hauptsächlich aus Knorpelsubstanz. An der lateralen Wand ist ein querovales Loch, Foramen ovale, vorhanden, das durch eine gleichförmige Knochenplatte, Columella auris (*Col*), vollständig ausgefüllt ist. Die knöcherne Verstärkung der Ohrkapsel ist im allgemeinen folgendermaßen: lateral-oben das Tympanicum, dorsal-vorn-medial das Parietale und ventral-vorn-medial das Parasphenoideum.

Was die Gestalt der Ohrkapsel angeht, so kann man sie sich im großen und ganzen als zwei mit den Basen einander berührende, vierseitige Pyramiden vorstellen, deren Längsachse beiläufig horizontal von vorn nach hinten gerichtet liegt; infolgedessen sie auf Frontalschnitten viereckig aussieht. Die Gestalt des Binnenraumes paßt sich fast der der Ohrkapsel an, wiewohl er sich wieder in sehr komplizierte Räume einteilt; hierzu gehören das weite Cavum vestibulare und drei Cava semicircularia. Außerdem finden sich mehrfache an die Kapselwand angeknüpfte pneumatische Nebenhöhlen (*Pneum*).

Die vordere und hintere Kuppel wird, wie oben bemerkt, aus dem protischen bzw. opisthotischen Teil gebildet und entspricht eben dem Recessus anterior bzw. posterior des Cavum vestibulare. Hier stoßen alle vier Wandungen miteinander zusammen.

Die mediale Wand bildet zugleich die laterale Wand der Schädelhöhle, steht nicht senkrecht, sondern ein wenig von oben-medial nach unten-lateral geneigt. Auf Frontalschnitten beschreibt sie eine leicht S-förmig gebogene Linie, deren obere Konvexität medial-, die untere dagegen lateralwärts gerichtet ist. Dreierlei Öffnungen aufweisend, erweist sich diese Wand im centralen Anteil als knorpelig. Das Foramen endolymphaticum (*F.end*) befindet sich am höchsten im knorpeligen Teil, das Foramen perilymphaticum (*F.per*) unten-hinten ebenfalls in der Knorpelsubstanz. Es bestehen seit jeher verschiedene Ansichten bezüglich der Anzahl von Foramina acustica bei Urodelen. Beim *Onychodactylus* sind stets deren drei vorhanden, wie dies von WINDISCHMANN<sup>1</sup> bei *Proteus*, von STÖHR (80) bei manchen Urodelen als zutreffend angenommen worden ist. Das Foramen acusticum anterius

<sup>1</sup> Zit. bei RETZIUS (81).

ist weit, tief, vielmehr an ventraler knöcherner Kapselwand gelegen, während das Foramen ac. posterius im allgemeinen Sinne durch eine Knorpelspange stets in zwei Löcherchen geteilt ist, von denen das vordere den ausschließlich zum Sacculus ziehenden Zweig des Acusticus durchgehen läßt; durch das hintere geht der Ramus posterior mit Ausnahme des Sacculuszweiges hinein. Es darf daraus geschlossen werden, daß außer den zwei Foramina hier noch ein anderes Loch aufgetreten ist, das überhaupt Foramen ac. medium (*F.a.m.*) zu benennen ist. Ich sah sogar bei einigen Exemplaren das Foramen ac. posterius sich in drei Löcher teilen; dieses Verhalten erinnert an die Mitteilungen, in welchen bei *Siredon* HASSE<sup>1</sup> deren fünf, RETZIUS (81) vier festgestellt hatten.

Eine von medial-oben nach lateral-unten geneigte Ebene zeigend, wird die im centralen Anteil gleichfalls aus Knorpelsubstanz bestehende dorsale Wand vorn-medial vom Parietale bedeckt; daraus geht hier eine doppelte Wändung der Ohrkapsel hervor. Die Grenze dieser Wand ist gegen die mediale scharf ausgeprägt, während sie gegen die laterale undeutlich ist und örtlich ein verschiedenes Verhalten repräsentiert: und zwar am vorderen Teil, zufolge der auswärtigen Lagerung von Cavum semicirculare laterale, ist die Grenze der dorsalen und lateralen Wände sehr wenig deutlicher, als am mittleren wie hinteren Anteil, wo das Cavum, weit auf die dorsale Wand vorgeschoben, ihre Lage einnimmt. Von außen gesehen, auf der dorsalen Wand, sind drei Prominentiae semicirculares sehr klar zu erkennen wegen ihres Pigmentgehaltes, so daß sie durch die äußerst dünne Knochenwand durchschimmern. Ich erachte es für zweckmäßig, diese Wand in einer medialen und einer lateralen Abteilung gesondert zu betrachten. Im vorderen Anteil der medialen Abteilung verläuft die Prominentia semicircularis anterior von außen-vorn nach innen-hinten und beherbergt in sich das Cavum semicirculare anterius. Die vordere Öffnung des Cavum, das Ostium anterius cavi semicircularis anterioris mündet in den Recessus anterior des Cavum vestibulare aus, während das Ostium posterius cavi semicircularis anterioris in den Recessus superior sich eröffnet. Vom Cavum vestibulare wird das Cavum semicirculare anterius durch das Septum semicirculare anterius geschieden, das eine dicke, beiläufig horizontal liegende Knochenplatte aufweist und mit hier und da zerstreuten Markräumen ausgestattet ist. Der mittlere Anteil der medialen Abteilung empfängt den Recessus superior,

<sup>1</sup> Zit. bei RETZIUS (81).

während der hintere Abschnitt das Cavum semicirculare posterius mit Prominentia posterior trägt. Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, daß bei unserm Tiere der hintere Bogengang einen wechselnden Zustand zeigt<sup>1</sup>, und zwar bald einen selbständigen knöchernen Vollkanal, bald nur einen offenen Halbkanal trägt. Bei acht Exemplaren, die von mir untersucht wurden, sah ich bei vier den ersten Fall, bei welchem das Ostium anterius cavi semicircularis posterioris in den Recessus posterior ausmündet. Das Cavum semicirculare posterius zieht von medial-vorn nach lateral-hinten; das ihn vom Cavum vestibulare trennende Septum semicirculare posterius ist kürzer als das vordere, aber ziemlich dick und steht von medial-oben nach lateral-unten geneigt.

Die laterale Abteilung der dorsalen Wand faßt zwischen sich und der lateralen Wand das Cavum semicirculare laterale. Die dorsale Kapselwand ist am dicksten von den übrigen drei und weist eine bedeutende Pneumatisation auf. Diese Markhöhlen sind im allgemeinen von unregelmäßiger Form und erreichen zuweilen an Größe das Cavum semicirculare.

Die laterale Wand wird gleichfalls in zwei Abteilungen eingeteilt: eine obere und eine untere. An der Grenzstelle gegen die dorsale Wand trägt die obere Abteilung das Cavum semicirculare laterale mit der entsprechenden Prominenz, welche außen äußerst stark hervorragt. Das Cavum ist beträchtlich lang, zieht beiläufig horizontal; dessen Ostium anterius mündet mit vorderer Öffnung des vorderen Cavum semicirculare in den Recessus anterior aus, während das Ostium posterius mit hinterer Öffnung des hinteren Cavum semicirculare in den Recessus posterior sich eröffnet. Das Septum semicirculare laterale ist am längsten, zieht von medial-oben nach lateral-unten geneigt und zeigt im mittleren Anteil eine Knickung, welche in das Cavum vestibulare hervorragt.

Es handelt sich um ein weites Feld, das ein großes, von der Columella auris ausgefülltes querovales Loch, Foramen ovale, trägt; das ist die untere Abteilung der lateralen Wand. Die Ränder des Foramen sowie der Columella sind knorpelig und fassen zwischen sich straffe Bindegewebsmasse. Im Innern weist die Columella einen unregelmäßigen Hohlraum auf, welcher sie auf der Schnittfläche doppelwandig erscheinen läßt.

<sup>1</sup> Bei der Untersuchung, in welcher ich mich der Osteologie des Tieres (08) widmete, sah ich an manchen Exemplaren nur ein geschlossenes hinteres Cavum semicirculare, und beschrieb ich dort diesen Zustand als einen normal vorkommenden.

Jedes Cavum semicirculare verlängert sich vor- und rückwärts auf die Innenfläche der Knochensubstanz als Furche, die demnach seine weitere Fortsetzung darstellt. Bezüglich der Länge des Cavum ist das laterale am längsten, das hintere am kürzesten.

Was die ventrale Wand anlangt, so wird sie vorn-medial vom Parasphenoideum völlig bedeckt, so daß auch hier eine doppelte Wandung der Ohrkapsel zustande kommt. Sie steht fast horizontal, ist etwas vertieft; am medialen Anteil ist diese Vertiefung besonders gut ausgeprägt, entsprechend dem ventralen Ende der Lagena.

Das Cavum vestibulare. Einen beträchtlich weiten Hohlraum herstellend, beherbergt es den Sacculus, Utriculus, die Lagena, Pars basilaris, Pars neglecta, den Ductus endolymphaticus und perilymphaticus; außerdem empfängt es die Ausmündungen von allen drei Cava semicircularia. Außerhalb dieser mannigfaltigen Gebilde befindet sich reichliches perilymphatisches Gewebe. Die Einteilung des Cavum in eine Pars superior und eine Pars inferior ist wenig deutlich zu erkennen.

An der oberen Abteilung des Cavum vestibulare sind drei Recessus zu unterscheiden. Der der vorderen Ohrkapselkuppel entsprechende Recessus anterior wird vorn vom prootischen Teil abgeschlossen und enthält die Ampulla anterior, in welche das Ostium anterius cavi sem. anterioris et lateralis ausmündet. Den höchsten Teil der Ohrkapselhöhle bildet der Recessus superior, welcher nach medial-oben weit emporsteigt und den Sinus utriculi und Utriculus empfängt, in welchem letzteren das Ostium posterius cavi sem. anterioris und Ost. anterius cav. sem. posterioris ausmünden. Aus dem opisthotischen Teil hergestellt, nimmt der Recessus posterior die Ampulla posterior auf.

Die untere Abteilung des Cavum vestibulare stellt einen engen halbkugeligen Raum dar, welcher von der Pars basilaris, Lagena, dem Sacculus und Spatium perilymphaticum eingenommen wird. Das letztere kommuniziert durch das Foramen perilymphaticum mit der Schädelhöhle.

## 2. Häutiges Labyrinth.

Seit langem haben viele Autoren sich mit dem häutigen Labyrinth von Wirbeltieren beschäftigt, darunter sind HASSE, KUHN, RETZIUS besonders hervorzuheben, welche das der Amphibien eingehend untersuchten.

RETZIUS (81) ist der einzige, der in bezug auf die Abteilungen am häutigen Labyrinth, der Acusticusverteilung und der Nervenendstellen

eine ausführliche und grundlegende Untersuchung publizierte; nach ihm werden am häutigen Labyrinth mancher Urodelen folgende Abteilungen unterschieden: Utriculus mit kurzem Sinus superior und längerem Sinus posterior, Recessus utriculi, Ampulla anterior mit Canalis m. anterior, Ampulla externa mit Canalis m. externus, Ampulla posterior mit Canalis m. posterior, Sacculus mit Ductus endolymphaticus, Pars neglecta, Lagena cochleae und Pars basilaris cochleae. Als Nervenendstellen werden angegeben: Macula ac. recessus utriculi, Crista ac. ampullae anterioris, Crista ac. ampullae externae, Crista ac. ampullae posterioris, Macula neglecta, Macula ac. sacculi, Papilla ac. lagenae cochleae, Papilla basilaris cochleae. Die Verteilung des Acusticus ist nach ihm folgendermaßen. Er teilt sich in zwei Hauptäste, nämlich: Ramus anterior, welcher nach vorn-außen verläuft, die Macula rec. utriculi mit dem aus mehreren Bündeln bestehenden Ramulus rec. utriculi versieht und sich in zwei lange Endzweige, Ramulus amp. anterioris und Ramulus amp. externae teilt; und einen Ramus posterior, welcher den Ramulus sacculi abgibt und dann, nach hinten verlaufend, sich in den Ramulus neglectus, Ramulus amp. posterioris und Ramulus lagenae teilt, von welchem letzteren sich endlich ein Bündel nach oben-hinten abzweigt, um als Ramulus basilaris in der Papilla basilaris zu endigen.

Um das zarte und äußerst feine häutige Labyrinth des *Onychodactylus* zu verfolgen, bediente ich mich erst eines Wachsplattenmodelles desselben von 60facher Vergrößerung und ferner mehrerer Frontalschnittserien vom Kopfe des Tieres; ferner wurden auch die aus der Ohrkapsel herauspräparierten Labyrinthstücke zur Ergänzung der Betrachtung gebraucht.

Mit einer im ganzen dem Binnenraum der Ohrkapsel ähnelnden Gestalt stellt das häutige Labyrinth einen membranösen Sack her, an welchem man zwei Abteilungen unterscheiden kann: den Sacculus mit der Lagena, Pars basilaris, Pars neglecta und den Utriculus mit drei Bogengängen und drei Ampullen. Diese beiden Abteilungen werden durch ein enges Loch, Foramen utriculo-sacculare (*F.u.s*) untereinander verbunden. Die Endolymph, welche den Binnenraum des häutigen Labyrinthes ausfüllt, fließt durch einen Kanal, Ductus endolymphaticus (*D.end*), der vom Sacculus ausgeht, in den Saccus endolymphaticus ab. Als Anhängsel des häutigen Labyrinthes sind reichliche Nervenäste und Blutgefäße zu erwähnen. Zwischen ihm und der Ohrkapsel befindet sich das den großen perilymphatischen Raum enthaltende perilymphatische Gewebe.

Der Sacculus (*Sac*) ist groß, liegt an der medialen, unteren Abteilung des Cavum vestibulare. Eine von medial nach außen abgeplattete Kugelform tragend, weist er am vorderen Anteil der Medialwand eine bedeutende Verdickung auf, auf welcher die Nervenendstelle vom Acusticus, Macula acustica sacculi, liegt. Auf ihrer freien Oberfläche befindet sich ein voluminöser Otolithenapparat (*Otol*). Wie KUHN (79—80) von *Triton* und *Salamandra* sagt, daß die Unterscheidung einer Pars superior und inferior des Sacculus viel undeutlicher als bei Batrachiern sei, so ist dasselbe auch bei unserm Tiere der Fall. Ein als Pars superior zu bezeichnender Anteil steigt über die Ebene des Foramen utriculo-sacculare etwas höher auf. Mit seiner medialen Wand liegt der Sacculus dicht der Medialwand der Ohrkapsel an, während er sonst von dieser durch einen weiten perilymphatischen Raum abgeschieden ist.

Die Lagena (*Lag*) stülpt sich als ein äußerst dickwandiger, kugelig-er Sack von der unteren medialen Wand des hinteren Sacculusteiles nach medial-unten hervor, auf dessen medialer unterer Wand eine große rundliche Nervenendstelle, Papilla acustica lagenae, vorhanden ist. Ihr Binnenraum ist weit und durch eine rundliche Öffnung, die nach medial schaut, mit dem des Sacculus verbunden; diese Verbindungsstelle entspricht dem Canalis reuniens von höheren Wirbeltieren.

Als Pars basilaris (*P.bas*) ist eine kleine blasige Ausstülpung zu betrachten, welche aus dem oberen Anteil der vorderen, medialen Lagenawand nach medial-oben hervorragt. Auf Frontalschnitten erweist sie sich annähernd als ein Dreieck, dessen Basis als weite Öffnung mit der Lagena gemeinsam in den Sacculus ausmündet. Die Papilla acustica basilaris befindet sich im oberen Anteil derselben.

ALEXANDER (00) widerspricht der alten einheitlichen Auffassung der Lagena; seiner Meinung nach differiert die Lagena der Fische und Amphibien völlig von denen der Reptilien und höheren Wirbeltiere, so daß ihm als zutreffend scheint, die Lagena sacculi für erstere, die Lagena cochleae für letztere anzunehmen. Entwicklungsgeschichtlich und morphologisch ist die Maculaanlage des Ductus reuniens von *Cavia cobaya* der Papilla lagenae von Fischen und Amphibien, der Ductus reuniens selbst der Lagena sacculi dieser Tiere homolog. Dagegen behauptet HARRISON (03) die alte Theorie, die Homologie der Lagena aller Wirbeltiere, für richtig; er erklärt dies durch das Lageverhältnis, daß die Papilla lagenae stets distal als die Papilla basilaris liegt. Nach ihm ist der Ductus reuniens der höheren Wirbeltiere nur ein Teil der Pars

basilaris der niedrigeren. Neuerdings fand FLEISSIG (08) beim Gecko entwicklungsgeschichtlich folgende Tatsache. Das Nervenepithel im Ductus reuniens entwickelt sich in dem Moment, in dem es den Zusammenhang mit der Mac. sacc. und Papilla basilaris verliert, nicht mehr weiter, sondern geht unter fortschreitender Abflachung zugrunde. Außerdem zeigt er eine geeignete Schnittserie von *Triton*, die seine Behauptung vollständig ergänzt. Ich möchte auch wohl mit Recht mich der alten Auffassung anschließen, weil beim *Onychodactylus* die eigentümliche Lage der Lagena gegen die Pars basilaris an Modellen sowie Schnittpräparaten leicht zu ersehen ist.

Die Pars neglecta. Diesen merkwürdigen Namen verdankt man RETZIUS (80), der zuerst über die Pars basiliaris cochleae oder Pars initialis cochleae eine eingehende Erörterung gab; er sagt: »Zuerst bei den Fischen auftretend, erfährt seine höchste Entwicklung bei den Amphibien, besonders bei den Anuren, verkümmert bei den Reptilien wieder, um bei den Vögeln und Säugetieren nimmermehr zu verschwinden, gewissermaßen in die Crista acustica der frontalen Ampulle, aus welcher sie möglicherweise von Anfang an durch Abtrennung entstanden ist, zuletzt aufgehend. Die bisherigen Namen dieser Nervenendstelle, sowohl Pars basilaris cochleae als Pars initialis cochleae, müssen also aufgegeben werden. Ich habe einen indifferenten Namen gewählt und nenne diese Endstelle ‚Macula acustica neglecta‘ als Erinnerung des Übersehens, welches ihr so lange Zeit zuteil wurde. Die ihr angehörigen Nervenzweige möchten in Übereinstimmung damit Ramulus neglectus heißen.« Ferner noch (84, HASSES Besprechung): Während die Macula acustica neglecta bei den Fischen am Boden des Utriculus, hinten in der Nähe des Canalis sacculo-utricularis gelagert ist, erscheint sie bei den Amphibien an der Innenseite des Sacculus, um bei den Reptilien und Vögeln wieder im Utriculus aufzutreten.« Neuerdings jedoch gelangte ALEXANDER (05) zu der interessanten Entdeckung, die Macula neglecta RETZII auch am niedrigen Säuger konstatieren zu können, erst bei *Echidna aculeata*, dann bei *Talpa europaea*. Bei dem letzteren findet sich in der Nähe der unteren Ampulle, und zwar im Sinus utriculi inferior, eine Macula neglecta, die den übrigen höheren Säugetieren fehlt, hiermit zum erstenmal an einem höheren Säuger nachgewiesen ist, und von den Vögeln und Reptilien abgesehen, nur an einem andern, niederen Säuger (*Echidna aculeata*) gefunden worden ist. Dem Typus nach entspricht die Macula neglecta des Maulwurfs der gleichgenannten Nervenendstelle der Reptilien und Vögel, sowie der Macula neglecta der *Echidna*. Dadurch ist, wie ALEXANDER

sagt, der morphologische Übergang des Labyrinthes der niederen Säuger in das der höheren illustriert.

Die Pars neglecta (*P.neg*) des *Onchiodactylus* stellt eine dreieckige, viel größere Ausstülpung als die Pars basilaris dar, welche unmittelbar unter dem Foramen utriculo-sacculare vom mittleren oberen Teil der medialen Sacculuswand medialwärts vorspringt. Die Basis des Dreieckes ist mit weiterer Mündung gegen den Sacculus gerichtet, in den sie schließlich mündet. Ihr verdickter Anteil an der oberen Wand liefert der Macula ac. neglecta die Unterlage.

P. und E. SARASIN (92) entdeckten am Boden des Utriculus von *Ichthyophis* eine neue Nervenendstelle, die nach ihnen von der Macula neglecta von RETZIUS vollauf differiert, und wollten ihr den Namen Macula fundi utriculi geben. Gegen sie betont jedoch RETZIUS (91), indem er folgendermaßen sagt: Die von den beiden SARASIN entdeckte Macula ist nichts anderes, als eine von ihm am Boden des Utriculus bei vielen Fischen, Reptilien und Vögeln entdeckte Nervenendstelle, welche von ihm schon längst »Macula neglecta« genannt wurde. AYERS (93) schloß sich an RETZIUS ohne weiteres an und sagt, daß die Mac. neglecta und die Macula fundi utriculi ganz dieselbe Nervenendstelle sind. ALEXANDER<sup>1</sup> glaubte, in einer merkwürdigen Epithelbildung am Mündungsteil des Ductus endolymphaticus eine phylogenetische Reminiscenz an diese gefunden zu haben. Vom Gecko aber sagt neuerdings FLEISSIG (08): »Von diesem Komplex (Neuroepithel) spaltet sich nun im Utriculus die persistierende Macula neglecta fundi utriculi (RETZII) ab; sie wird zunächst noch durch ein mäßig hohes Epithel mit der im Foramen utr. sacc. und dessen nächster Umgebung entstandenen Macula neglecta sacculi (SARASINI), die teils im Utriculus, teils im Sacculus liegt, verbunden; die letztere wird wieder durch ein ähnliches Epithel mit der deutlich abgegrenzten Macula sacculi verbunden. Diese Verbindungsbrücken werden immer niedriger, um schließlich ganz zu verschwinden. Dann beginnt erst die Rückbildung der Macula SARASINI, von welcher aber noch beim erwachsenen Gecko ein Rest im Utriculus, in unmittelbarer Nähe des Foramen utriculo-sacculare, zu sehen ist.« Mit diesem Autor hat demnach die lange Zeit zugrunde gegangene Macula SARASINI jetzt ihre Renaissance begonnen.

An dieser Stelle komme ich auf den Ductus endolymphaticus (*D.end*) zu sprechen. Er geht am vorderen Anteil der medialen Sacculuswand, an der Grenze zwischen Sacculus und Utriculus,

<sup>1</sup> Zit. bei FLEISSIG (08).

unmittelbar vorn von der Pars neglecta, mit etwas erweiterter trichterförmiger Öffnung aus, deren Höhle beiläufig dieselbe Ebene wie die Pars neglecta erreicht und vorn-unten vom vorderen Ende des Foramen utriculo-sacculare liegt. Er liegt anfänglich der medialen Utriculuswand dicht an, dann trennt er sich von dieser, allmählich nach oben-innen ziehend, ab und mündet endlich, nachdem er das Foramen endolymphaticum (*F.end*) durchsetzt hat, in den Sacculus endolymphaticus. Sein mit äußerst dünner Wand abgeschlossenes Lumen läßt Endolymph abfließen.

Der Utriculus. Nach KUNN (79—80) ist der Sinus utriculi von *Triton* und Salamander breiter als bei den Batrachiern, aber beträchtlich kürzer; deutlich läßt sich an ihm die Apertura utriculi nachweisen.

Einen vom Sacculus medial-oben befindlichen Sack darstellend, steht der Utriculus (*Ut*) mit seiner Längsachse sagittal. Er setzt sich einerseits direkt in die drei Bogengänge fort, während er anderseits durch das Foramen utriculo-sacculare mit dem Sacculus kommuniziert. Man kann an ihm drei spezifische Abteilungen feststellen: den Sinus utriculi superior, Sinus ut. posterior und den Recessus utriculi; die Stelle, wo diese drei Abteilungen miteinander zusammenhängen, stellt den eigentlichen Utriculus oder Utriculuskörper dar, an dessen Grund das eben angegebene Verbindungsloch mit dem Sacculus liegt. Der Sinus utriculi superior (*S.s*), der vom Körper nach oben aufsteigt, ist kurz und empfängt vorn den Canalis semicircularis anterior, hinten den Canalis sem. posterior und hinten-außen den Canalis sem. lateralis. Sich hiergegen äußerst lang hinten-unten verlängernd, nimmt der Sinus utriculi posterior (*S.p*) die Ampulle des hinteren Bogenganges auf. Zwischen dieser Ampulle und dem Anfangsteil des lateralen Bogenganges versteckt befindet sich der periphere Abschnitt des Ductus perilymphaticus, der, horizontal nach innen-vorn ziehend und entlang der lateralen Seite des Sinus posterior von diesem bedeckt, weiter vorrückt. Der Recessus utriculi (*R.ut*) ist sehr erweitert, empfängt vorn die Ampulla anterior, lateral die Ampulla lateralis; er trägt an seinem vorderen, lateralen, unteren Bereiche eine große Nervenendstelle, die Macula recessus utriculi.

Was das Foramen utriculo-sacculare (*F.u.s*) anbelangt, so kann man es sich als eine ellipsoide Öffnung vorstellen, die die Utriculushöhle mit der des Sacculus verbindet. Ihre Richtung steht steil von lateral-oben nach medial-unten geneigt, beinahe senkrecht. Mit dem vorderen Ende erreicht sie oberhalb der Pars neglecta unmittelbar die obere hintere Grenze der Einmündung des Ductus endolymphaticus.

Die mediale Begrenzung des Foramen besteht aus dem Zusammenfließen der Wand der Pars neglecta sowie des Utriculus und ist demnach äußerst dick, während die laterale mit einer auf Frontalschnitten schmal, keulenförmig aussehenden Wand, die durch das Aneinanderliegen der Utriculus- wie Sacculuswand zustande kommt, hergestellt ist. Nach KUHN (l. c.) ist das Foramen bei Urodelen eine große Querspalte, während es bei Fischen sehr klein ist; bei unserm Tiere ist es ebenfalls von einer mit seiner Längsachse sagittal liegenden, äußerst lang gezogenen Spaltform und ist 0,3 mm lang, 0,088 mm breit.

Drei Bogengänge. Wie gewöhnlich sind ein horizontaler und zwei senkrechte Bogengänge zu unterscheiden; zu ersterem gehören der Canalis semicircularis lateralis, zu letzteren der Canalis sem. anterior und posterior. Beide letztere fassen zwischen sich ungefähr einen Winkel von  $100^\circ$ . — Wie bereits hervorgehoben, tragen der vordere und laterale stets je einen geschlossenes Cavum semicirculare, während der hintere bald mit solchem ausgestattet ist, bald nicht. Jeder Bogengang hat stets zwei verschiedene Schenkel, von denen der eine, das Crus simplex, dieselbe Dicke wie der Bogengang selbst hat und direkt in den Utriculus führt, während der andre, das Crus ampullare, dagegen bei der Ausmündung im Utriculus eine Erweiterung, Ampulle, erfährt. Es sind drei Ampullen zu unterscheiden: die Ampulla anterior, Amp. posterior und Amp. lateralis. An jeder Ampulle befindet sich eine entsprechende Nervenendstelle.

Der Verlauf eines jeden Bogenganges paßt sich im großen und ganzen dem des betreffenden Cavum semicirculare an. Die Länge des einzelnen Bogenganges ist eine verschiedene; am längsten ist der laterale, indem er annähernd drei Viertel eines Kreises beschreibt; dann kommt der vordere, der ein Drittel bis die Hälfte eines Kreises lang ist; der kürzeste hintere Gang hat eine Länge von einem Drittel eines Kreises.

Der laterale Bogengang (*C.s.l.*) geht mit dem Crus simplex von der hinteren lateralen Seite des Utriculus aus und zieht rückwärts; hier verhält er sich ungleich, je nachdem der hintere Bogengang einen knöchernen Vollkanal trägt oder nicht. Wenn der letztere vorhanden ist, so liegt freilich zwischen den lateralen und hinteren Bogengängen ein knöchernes Septum semicirculare posterior eingeschaltet, während im andern Falle beide Bogengänge dicht nebeneinander liegen. Mein Wachsplattenmodell entspricht vollkommen dem letzteren Falle. Jetzt biegt er lateralwärts und setzt sich, wieder nach vorn umwendend, in

die Ampulla lateralis (*Amp.l*) fort, welche wieder in den Utriculus einmündet.

Mit dem Crus simplex entspringt der vordere Bogengang (*C.s.a*) aus der vorderen Seite des Sinus superior, zieht nach vorn und ein wenig oben, dann steigt er ab und öffnet sich mit Vermittlung der Ampulla anterior (*Amp.a*) in den vorderen Anteil des Recessus utriculi (*R.ut*).

Der hintere Bogengang (*C.s.p*) nimmt seinen Ursprung mit dem Crus simplex am hinteren Anteil des Sinus superior (*S.s*). Er geht zuerst nach hinten-lateral, dann abwärts und biegt stark nach unten-medial, um schließlich mittels der Ampulla posterior (*Amp.p*) in den Sinus posterior (*S.s*) einzumünden. Sein Zusammenhang mit dem lateralen Gang wurde eben gemeldet.

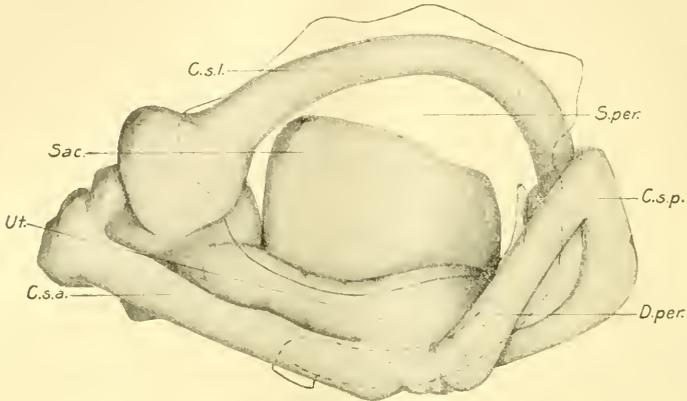
An dieser Stelle gehe ich etwas auf die Nervenendstellen ein. Sie lassen sich, wie gewöhnlich, in acht Orte verteilen: die Macula acustica sacculi, Mac. ac. recessus utriculi, Mac. ac. neglecta, Papilla ac. lagenae, Pap. ac. basilaris, Crista ac. ampullae anterioris, Cr. ac. amp. lateralis und Cr. ac. amp. posterioris. Die Macula ac. recessus utriculi ist die größte von allen und die Mac. ac. sacculi ist äußerst umfangreich und kreisförmig, während die Cristae sehr stark hervorstehen und eine typische Form tragen, so daß man sie mit einer verunstalteten Hantel vergleichen kann.

#### Perilymphatisches Gewebe.

Über den Unterschied dieses Gewebes bei Anuren und Urodelen sagt HARRISON (02): Es finden sich an den Urodelen drei größere perilymphatische Räume, entsprechend dem Sacculus, der Pars neglecta und der Pars basilaris. Als Unterschied zwischen den Urodelen und Anuren findet er bezüglich des perilymphatischen Systems das Vorhandensein eines Foramen perilymphaticum inferius und eines Sacculus perilymphaticus bei den Anuren. Bei den Urodelen sind diese beiden Abschnitte nicht vorhanden.

Auch bei unserm Tiere bildet dieses Gewebe (*per.G*) eine den Zwischenraum des häutigen Labyrinths und der Ohrkapsel vollauf ausfüllende lockere Masse, welche sich beim jüngeren Tiere gegen das ausgewachsene durch die geringere Größe des Volums auszeichnet; dieses Verhalten erklärt sich aus der bedeutend rascheren Entwicklung der Ohrkapsel im Gegensatz zum häutigen Labyrinth. Innen enthält es beim ausgewachsenen Exemplar einen weiten, gut begrenzten Hohlraum, welcher mit Perilymphe ausgefüllt ist und dessen sehr umfangreiche Wandung dem Periost der Ohrkapsel anliegt. Dieses

perilymphatische Spatium (*Sp.per*) erreicht vorn das vordere Ende des Sacculus und hinten setzt es sich in einen schmalen Kanal fort, in dem wir es mit dem Ductus perilymphaticus (*D.per*) zu tun haben. Anfänglich liegt dieser Kanal unterhalb des hinteren Anteiles des lateralen Bogenganges diesem parallel, dann zieht er zwischen dem letzteren und Sinus posterior utriculi medialwärts. Nun biegt er zwischen dem Sacculus und Sinus posterior etwas nach vorn und wird vom letzteren



Textfig. 3.

Lage des Spatium und Ductus perilymphaticus; von oben gesehen. *C.s.a.*, *C.s.l.*, *C.s.p.*, Canalis semicircularis superior, lateralis, posterior; *D.per.*, Ductus perilymphaticus; *Sac.*, Sacculus; *S.per.*, Spatium perilymphaticum; *Ut.*, Utriculus.

von medial bedeckt. Unmittelbar unter dem unteren Schenkel der Pars neglecta durchpassierend, wendet er sich nach hinten-unten, eine mehr oder weniger deutliche Knickung aufweisend, und steigt, die innere Seite des Ramulus neglectus, die Ampulla posterior, Pars basilaris und Lagena berührend, ab. In der Höhe der Lagena führt er endlich, das Foramen perilymphaticum (*F.per*) durchsetzend, in die Schädelhöhle. Es ist hervorzuheben, daß am unteren Umfang der Pars neglecta und Pars basilaris der perilymphatische Kanal diesen beiden Stellen dicht anliegt, indem er von beiden nur durch eine auffallend zarte Membran geschieden ist.

### Hörnerv.

Am Schluß dieses Kapitels soll auf den Nervus acusticus ein wenig aufmerksam gemacht werden. Vom großen Ganglion acustico-faciale (*G.a.f.*), am Boden der Schädelhöhle, unmittelbar außerhalb der medialen Ohrkapselwand, in deren unterer Konkavität er sich eingelagert befindet, geht der Hörnerv aus und dringt bald durch die Foramina

acustica in die Ohrkapselhöhle hinein. Bei Teleostiern fand KUHN (l. c.) eine Dreiteilung des Nerven, während RETZIUS (81) für alle Wirbeltierklassen mit Ausnahme der Cyclostomen eine Zweiteilung des Acusticus behauptete. Beim *Onychodactylus* muß ich, auf Grund des schon im Kapitel Ohrkapsel erwähnten Verhaltens der Foramina acustica, die Dreiteilung dieses Nerven betonen.

a. Der Ramus anterior (*R. ant*) ist mächtig und teilt sich in drei Ästchen:

Der Ramulus utriculi (*R. ut*) besteht aus mehreren Faserbündeln, zieht nach vorn-lateral und versorgt die Macula ac. recessus utriculi an der unteren Wand des Utriculus.

Der Ramulus ampullae anterioris (*R.a.p*) und Ramulus amp. lateralis (*R.a.l*) begeben sich vom vorigen Ast abgetrennt nach lateral-vorn. Der erstere endigt an der vorderen Wand der Ampulla anterior, der letztere an der vorderen lateralen Wan der Ampulla lateralis.

b. Der Ramus sacculi (*R.sac*) stellt einen besonderen Ast dar, welcher durch das besondere, als Foramen acusticum medium (*F.a.m*) zu bezeichnende Loch in die Ohrkapselhöhle führt, und zerfällt in viele Bündelchen, die sich an der Macula der medialen-unteren Wand des Sacculus verteilen. Ich möchte diesen Ast überhaupt Ramus medius benennen.

c. Der Ramus posterior ist ziemlich groß, tritt durch das Foramen acusticum posterius ins innere Ohr hinein und teilt sich bald in zwei Ästchen, von denen der eine für die Lagena und Pars basilaris bestimmt ist, während vom andern die Pars neglecta und Ampulla posterior versorgt werden.

Der Ramulus lagenae (*R.lag*) ist mäßig groß, zieht horizontal entlang der Medialseite der Lagena rückwärts und endet an der Papilla lagenae. Von ihm geteilt, läuft der feine Ramulus basilaris (*R.bas*) nach hinten-oben zur Papilla basilaris.

Der lange Ramulus neglectus (*R.neg*) ist zuerst mit dem folgenden Ast zu einem gemeinsamen Stamm vereinigt. Sein Verlauf ist ein bemerkenswerter. Zunächst zieht er nach hinten-oben, dann allmählich vorwärts, die Pars neglecta von hinten umgreifend, so daß er einen nach vorn geöffneten Halbkreis beschreibt.

Der Ramulus ampullae posterioris (*R.a.p*) ist der längste von allen übrigen. Nachdem er vom vorigen getrennt, zieht er beiläufig horizontal rückwärts zwischen dem Sacculus, der Lagena und dem Ductus perilymphaticus. Am hinteren Ende des Sacculus kommt er

frei zum Vorschein und verläuft längs der ventralen Wand der Ampulla posterior weiter nach hinten, um am mittleren Anteil der Crista ac. posterior sein Ende zu finden.

### 3. Feinerer Bau.

Wie gewöhnlich wird das häutige Labyrinth aus dem seine Innenfläche bekleidenden Epithel und der diesem die Stütze gebenden Lamina propria zusammengesetzt; diese beiden Bestandteile sind einer auffallenden örtlichen Verschiedenheit unterworfen, deren Schilderung gleich folgt. Den Innenraum des häutigen Labyrinths füllt die Endolympe aus, während es außen das den perilymphatischen Raum führende perilymphatische Gewebe berührt. Übrigens trifft man reichliche Nervenfasern und Blutgefäße an ihm angefügt; endlich fallen noch Deckapparate der Nervenendstellen ins Auge: die Cupula terminalis, Membrana tectoria und Otolithen.

#### Lamina propria.

Es ist dies eine dünne bindegewebige Membran, welche innen mit dem Epithel, außen mit dem perilymphatischen Gewebe und dessen Raum zusammenhängt. Ihre Dicke schwankt an verschiedenen Stellen mannigfaltig. An den dicksten Stellen ist sie zu einer eigentümlichen Bildung umgewandelt, welche im allgemeinen als Spindelknorpel bekannt ist, dessen durchsichtige, homogene Grundsubstanz unregelmäßig gestaltete Höhlchen enthält; diese füllen Spindel- oder unregelmäßig geformte Zellen, nämlich Spindelknorpelzellen, aus, welche, große ellipsoide Kerne tragend, mehrere feine Fortsätze ausstrahlen lassen; mit großer Wahrscheinlichkeit kann man den gegenseitigen Zusammenhang der Fortsätze mit den benachbarten Zellen verfolgen. An den die Nervenendstelle tragenden Abschnitten ist der Spindelknorpel besonders stark ausgebildet und läßt durch sich Acusticusfasern und feine Blutgefäße gehen.

Beim *Onychodactylus* ist die dicke Lamina propria an folgenden Stellen vorhanden. Die Lagena trägt einen gleichmäßig verdichteten Spindelknorpel. Der Fall, daß DEITERS (62) die Pars basilaris wegen ihrer dicken Knorpelmasse besonders als Knorpelrahmen bezeichnet, besteht bei unserm Tiere nicht; nur an ihrem oberen Teil ist eine mäßig dicke Knorpellage zu erkennen. Die drei Ampullen tragen mäßig dicken Knorpel, welcher an dem die Crista tragenden Abschnitt auffallend verdickt ist. Einen nicht zu dicken Knorpel haben die drei Bogengänge, mit Ausnahme der Stellen, wo der Konkavität der Gänge entsprechend, die

Raphe ausgebildet ist. An der die Macula tragenden medialen Fläche des Sacculus fällt die dicke Lamina propria aus.

Im Gegensatz zu den eben angegebenen dicken Stellen ist die dünnste Lamina an der Stelle nachzuweisen, die HARRISON (02) als »tympanal areas« bezeichnet hat; zu diesen gehören die laterale große Fläche des Sacculus, die untere Abteilung der Pars neglecta und Pars basilaris. Hier scheinen sich die Epithelschichten des häutigen Labyrinths und der perilymphatischen Räume unmittelbar zu berühren. Wie GAUPP (96—04) beim Frosche die Existenz einer eigentlichen Lamina propria zwischen diesen zwei Zellblättern bezweifelt hat, möchte ich das auch bei unserm Tiere für berechtigt halten.

Während gegen das Nervenepithel der Spindelknorpel eine wie gerade geschnittene Linie oder ebene Fläche repräsentiert, kommt an gewissen Stellen dagegen eine unebene vor; solche Stellen sind die Pigmentflecke (gelbe Flecke) und gewisse Abschnitte des Utriculus, an dessen medialer ventraler Wand besonders jene Unebenheit stark ausgeprägt ist, wie abgenagt.

### Epithel.

Zweckmäßig ist es, das Epithel an und außerhalb der Nervenendstelle, welches eine wesentliche Verschiedenheit darbietet, gesondert zu behandeln.

#### Epithel außerhalb der Nervenendstelle

ist einschichtiges Plattenepithel, dessen polygonale Zelle einen ebenfalls polygonalen oder unregelmäßig geformten Kern einschließt. Derselbe ist oft höher wie der Zelleib, so daß auf der Profilansicht er diesen etwas auftreibend aussieht; auf der Flächenansicht erweist sich das Epithel als ein zierliches Mosaik. Das Plattenepithel ist wieder einer auffallenden örtlichen Verschiedenheit unterworfen.

a. Am äußerst dünnen Epithelteil verflacht sich der Zelleib beträchtlich, so daß der ellipsoide Kern gegen den Binnenraum zu stark hervorragt. Als derartige Stellen sind die schon erwähnten dreierlei Abteilungen hervorzuheben, welche von HARRISON als »tympanal areas« bezeichnet sind. Nach diesem Autor spielen diese dreierlei Stellen für die Perception der Schallwellen wohl eine wichtige Rolle, während GAUPP (l. c.) sagt, daß die Pars basilaris und Pars neglecta zu diesem Zweck sich in zu unzuweckmäßiger Lage befinden. Meiner Meinung nach scheint HARRISONS Ansicht wohl richtig zu sein; danach kann ich beim *Onychodactylus* eine wichtige Sinnesleistung der Pars neglecta insofern

vermuten, als die »tympanal area« und Nervenendstelle der ersteren wie der letzteren sehr viel deutlicher ausgebildet ist. Diese Vermutung wird noch dadurch gerechtfertigt, daß der Ductus perilymphaticus, wie schon hervorgehoben, unmittelbar unter dem unteren Schenkel der Pars neglecta eine mehr oder weniger deutliche Knickung erfährt und dadurch vom perilymphatischen Spatium fortgepflanzte Schallwellen an diese Knickungsstelle anstoßen, reflektiert werden und die dünne Area dieser Nervenendstelle leicht in Vibration setzen können.

b. Etwas anders verhält sich das Plattenepithel an besonderen Stellen, wo die Zelle an Breite auffallend ab- und an Höhe ziemlich stark zunimmt. Am höchsten ist sie um die Macula ae. sacculi, und zwar sieht sie hier ziemlich kubisch aus und erstreckt sich auf beiläufig die ganze Fläche der medialen Sacculuswand, oben bis zur Pars neglecta, unten bis zur Grenze zwischen dieser und der lateralen Sacculuswand. Dann kommt die Umgebung des Foramen utriculo-sacculare in Betracht, welches außen durch Zusammenfließen der Utriculus- und Sacculuswand, innen durch Vereinigung der Pars neglecta und Utriculuswand hergestellt ist. Schließlich folgt die Raphe (*Rap*), an der die niedrigen, kubischen Zellen auf mehr oder weniger verdicktem Spindelknorpel als eine zusammenhängende, lange Zone weiter ziehen.

e. Pigmentzellen (HASSE) oder Reiserbesenzellen (NIEMACK) stellen eine besondere Epithelzellenart dar und kommen nur an den Pigmentflecken (gelben Flecken) (*g.Fl*) der drei Ampullen und am Utriculus hier und da zerstreut vor. Schon makroskopisch sehen solche Stellen gelb aus wegen des Pigmentinhaltes der Zellen. Der Pigmentfleck hat einen innigen Zusammenhang mit der Crista acustica, nämlich an einer Crista sind stets je zwei Flecke vorhanden; an der vorderen Ampulle liegt der eine Fleck oberhalb und der zweite unterhalb der Crista, während an der lateralen Ampulle der eine vorn, der andre hinten von der Crista und endlich an der hinteren Ampulle der eine außerhalb und der andre innerhalb von der Crista sich befinden. Am höchsten ist die Pigmentzelle in der Mitte des Fleckes, während sie peripher allmählich niedrig wird und schließlich in die indifferenten Epithelzellen übergeht. Von dieser Regel schließt sich auch der Pigmentfleck des Utriculus nicht aus. Die Pigmentzelle hat die Form von zwei sich mit der Spitze berührenden Kegeln; die eine Kegelbasis entspricht der freien Oberfläche der Zelle, in deren Nähe der Zellkörper gelblich aussieht. An meinen Präparaten konnte ich »die radiierende Anordnung der gelblich-glänzenden, stark lichtbrechenden Fibrillen«

von RETZIUS nicht klar konstatieren. Der Kern ist rundlich und befindet sich im mittleren schmalen Anteil des Zelleibes. Der centrale Teil des letzteren schließt reichliche gelbe Pigmentkörner in sich ein; abgelöst sind dieselben häufig im Binnenraum des häutigen Labyrinths. Zwischen den benachbarten Pigmentzellen finden sich sehr weite Zwischenräume, was dieser Zellschicht ein sehr lockeres Aussehen verleiht.

### Epithel der Nervenendstellen.

Hierüber publizierte zuerst M. SCHULZE (58) eine geniale Arbeit, indem er bei Fischen die Haar-, Cylinder-, Faden- und Basalzellen der *Crista acustica* und die Nervenendigung genauer erforschte. Dann widmeten sich F. E. SCHULZE (62), DEITERS (62), HASSE (68) vielfach der Verfolgung dieses interessanten Gebietes. Als klassisch anerkannt wird RETZIUS' umfangreiche und grundlegende Untersuchung des Gehörorgans der Wirbeltiere, worin er den Zusammenhang der *Acusticus*fasern mit den Haarzellen mit aller Deutlichkeit darlegt. Auch ist NIEMACK hervorzuheben (93), der in neuerer Zeit mit Vermittlung von Methylenblaufärbung die Endigungsweise des *Acusticus* ausgiebig verfolgt hat.

Bekanntlich sind hier zwei verschiedene Zellarten zu unterscheiden: die Haarzellen und Stützzellen. Die Haarzellen sind im allgemeinen flaschenförmig, durchaus fein granuliert und haben ein abgerundetes centrales und ein geradliniges peripheres Ende. Der Zelleib tingiert durch Eosin leicht diffus hellrot. An seinem centralen, stumpfen Anteil befindet sich ein äußerst großer, runder oder ein wenig verlängerter Kern. Wie eben bemerkt, weist die freie Fläche der Zelle eine gerade, wie geschnittene dunkle Linie auf, deren Deutung als *Membrana limitans* seit jeher von vielen Autoren vielfach bestritten wurde. Von hier geht das Haar aus, welches an der *Macula* und *Papilla acustica* ein kurzes, straffes Gebilde mit verbreiteter Basis, demnach im großen und ganzen von lang gezogener dreieckiger Form, bildet, während es an der *Crista* auffallend lang ausgewachsen ist und in seinem Verlauf mehrfache Biegungen erfährt. Der Basisteil des Haares weist Streifung auf und trägt Deckapparat. Die der *Lamina propria* dicht anliegende Stützzelle enthält einen länglich-ellipsoiden Kern. Sie entsendet peripher einen feinen, mehr oder weniger gekrümmten Fortsatz, welcher zwischen den Haarzellen das Niveau der freien Fläche derselben erreicht, während der vom centralen Ende der Zelle entspringende Fortsatz ziemlich dick und äußerst kurz ist, so daß man ihn meist

kaum erkennen kann und bei der Berührung der Lamina propria etwas verbreitert ist. Zwischen den beiderlei Zellarten erkennt man mehr oder weniger weite Räume, was dieser Schicht ein lockeres Aussehen verleiht.

Was die Endigungsweise der Acusticusfasern anlangt, so erkennt man leicht, daß die in den Spindelknorpel eindringenden Fasern, nachdem sie senkrecht oder schief gezogen waren, dicht unter dem Epithel ihre Markscheide verlieren. Da ich hier eine besondere Methode zu diesem Zwecke nicht benutzt habe, konnte ich das weitere Verhalten nicht verfolgen; dennoch habe ich jene nackten Achsencylinder zwischen den Stützzellen bis zu den Zwischenräumen der beiderlei Zellarten eindringend nachweisen können.

### Deckapparate.

Anfänglich wurde die Cupula terminalis von ihrem Entdecker LANG (63) als »Endkuppe« bezeichnet; LANG glaubt sich zu der Annahme berechtigt, daß die Riech- (SCHULZESchen) Härchen nichts anderes als die Überreste jener Endkuppe seien. Dagegen betrachtete HASSE<sup>1</sup> die Haare und die Cupula nebeneinander. HENSEN (78) kam zu der Meinung, daß die Cupula ein durch Präparierung oder Reagenzien zustande gekommenes Kunstprodukt sei, welches im letzteren Falle nach den angewandten Reagenzien eine verschiedenartige Eigenschaft zeigt; danach unterscheidet er eine Salpetersäurecupula und eine Osmiuncupula. Darauf betont KUHN (79—80) die selbständige Existenz jenes Organs auf Grund des Verhaltens gegen Farbstoffe, sich LANG anschließend. Schließlich sagt RETZIUS (84), daß eine besondere »halbflüssige« Substanz vorhanden ist, welche die Haare umfaßt, durch gewisse Reagenzien verschieden stark erstarrt und oft schrumpft, wobei die Haare auch mehr oder weniger verändert werden.

Ich war nicht in der glücklichen Lage, die Cupula beim *Onychodactylus* mit voller Deutlichkeit durchforschen zu können, weil sie hier nicht gut erhalten war. Sie sieht wie aus den an Größe sehr schwankenden ölartigen Tröpfchen bestehend aus; nur an einigen kleinen Fetzen derselben konnte ich Streifung nachweisen. Danach muß mit voller Wahrscheinlichkeit betont werden, wie RETZIUS sagt, daß die Veränderung der halbflüssigen (oder flüssigen) Substanz auch hier für die Erklärung der Natur des betreffenden Organs eine wichtige sein kann.

<sup>1</sup> Zit. bei GAUPP (96—04).

Nach RETZIUS ist die *Membrana tectoria* (*M.t.*) eine durchsichtige, homogene, mit Kanälchen durchsetzte Membran.

Bei meinen Präparaten sah ich auf der *Macula neglecta* und *Papilla basilaris* eine typisch ausgebildete Deckmembran; an der ersteren ist sie deutlicher ausgeprägt und liegt, klare Streifung aufweisend, kappenartig auf der *Macula* auf. Kanäle und deren Öffnungen konnte ich nicht, wie RETZIUS, konstatieren, während hier und da kleine rundliche, bleiche, vacuolenartige Bildungen mir ins Auge fallen.

Eine äußerst große Otolithenmasse (*Otol*) findet sich der *Macula sacculi* aufgelagert; schon bei dem Herausziehen des membranösen Gehörsackes aus der Ohrkapsel läßt sie sich als eine weißliche, bikonvexe Scheibe erkennen, zwischen welcher und dem Nervenepithel noch das der Deckmembran BREUERS entsprechende Gebilde, das durch Eosin leicht tingiert wird, sich befindet. Auf der *Macula recessus utriculi* sind spärliche Otolithenmassen und ziemlich gut ausgeprägte, streifige Deckmembranen zu sehen. Auch die *Papilla lagenae* trägt äußerst geringe Kalkkristalle und eine dünne Deckmembran.

#### **Ductus endolymphaticus.**

Auch der *Ductus endolymphaticus* baut sich aus Epithel und *Lamina propria* auf; das erstere ist einer örtlichen Veränderung unterworfen, indem es an der dorsalen Fläche des *Ductus* niedrig-kubisch ist, während es an der ventralen stark umgewandelt durch ein ganz andres Aussehen sich auszeichnet, wie ich dies bereits auch bei *Cryptobranchus* (07) nachweisen konnte; der Kern der Epithelzellen liegt mit breiter Basis nahe an der *Lamina*. Aus seiner Spitze entspringt ein feiner langer Fortsatz, der, den weiten Zwischenraum zwischen dem Zellkörper und der *Lamina propria* durchziehend, die letztere erreicht. Das erinnert an das Ependymgewebe des Tieres. Solches Verhalten sehe ich an dem Salamanderohr (*Sal. maculosa*). Diese Ependymalanordnung des Wandepithels im *Ductus endolymphaticus* hat meiner Meinung nach vielleicht eine besondere Bedeutung. Die *Lamina propria* erweist sich als eine dünne Bindegewebslage. Der *Saccus endolymphaticus* trägt ein kubisches Epithel und eine an Blutgefäßen reiche *Lamina propria*.

#### **Perilymphatisches Gewebe (*per.G.*)**

Ein zierliches Maschenwerk von dickeren und feineren Balken darstellend, enthält dieses Gewebe hier und da reichliche Kerne. Beim Frosche behaupten HASSE und KUHN, daß jenes Maschenwerk in der

Hauptsache aus der direkten Verbindung der Fortsätze von bindegewebigen Zellen besteht. Im Gegensatz zu dieser Ansicht betont RETZIUS, daß hier die geteilte protoplasmatische Fortsätze tragenden Zellen dem Maschenwerk von bindegewebigen Fibrillen nur anliegen. Ich schließe mich gern der Meinung von RETZIUS an. So sind beim *Onychodactylus* die protoplasmatischen Fortsätze auffallend grob und enden abgerundet, ohne miteinander zu anastomosieren, und das Maschenwerk besteht aus sehr feinen Fibrillen; wenn man die Präparate etwas näher betrachtet, so erkennt man leicht, daß die sehr breiten Querschnittfelder jener protoplasmatischen Fortsätze an den auffallend feinen Bindegewebsfaden hängend angeknüpft sind.

In diesem Gewebe zerstreut befinden sich die mit geteilten Fortsätzen versehenen, dunkelgelben Pigmentzellen, die Melanophoren.

Der perilymphatische Raum und Kanal werden innen von einschichtigem Plattenepithel, besser Endothel, ausgekleidet.

### III. Sehorgan.

Das Sehorgan besteht aus folgenden Bestandteilen: der äußeren Augenhaut (Cornea und Sclera), der mittleren Augenhaut (Chorioidea, Ciliarkörper, Iris), der inneren Augenhaut (Retina), der Linse und dem Glaskörper, und endlich den Neben- und Stützapparaten (Augendrüse, Tränennasengang, Augenlid, Bindehaut, Augenmuskeln und Orbita).

#### 1. Äußere Betrachtung.

Der Augapfel von *Onychodactylus* liegt im vorderen lateralen Anteil der Orbita und ragt so stark halbkugelig über das Niveau der äußeren Haut hervor, daß daraus in seiner Umgebung eine seichte Ringfurche hervorgeht, welche oben, hinten, unten besonders deutlich ausgeprägt ist. Die Ausbildung der oberen und unteren Lider ist eine sehr bedeutende, wobei das obere klappenartige viel stärker ist wie das untere. Beim Schließen der Lider beschreibt die Lidspalte, welche nicht zwischen den freien Rändern der beiden Lider entstanden ist, sondern nur dem Rande des oberen Lides entspricht, indem das untere Lid von letzterem seiner ganzen Länge nach zum Teil bedeckt ist, eine beiläufig gerade, mit sehr leichter Konkavität nach unten gerichtete Linie; sie steht fast parallel zur Mundspalte und ihre vorwärts verlängerte Linie reicht bis ein wenig oberhalb des äußeren Nasenloches. Der freie Rand des unteren Lides weist eine ziemlich starke Konkavität auf, und auf dessen äußerer Fläche, unweit vom freien Rand, ist eine seichte

Querfurchen zu bemerken, welche eine schwächere Krümmung als der freie Rand zeigt; dadurch kommt zwischen diesen beiden ein schmales Feld zustande, das vorn und hinten viel weiter als in der Mitte ist und die Andeutung der Nickhaut darstellt. Nahe an der vorderen Lidkante, vom oberen Lid verdeckt, befinden sich zwei nebeneinander gelegene blasse Löcherchen, welche den Anfangsteil des Tränennasenganges darstellen und im Gegensatz zur umliegenden, schwarz pigmentierten Haut sich als blasse Punkte mit der Lupe leicht erkennen lassen. Die Cornea stellt eine durchsichtige Scheibe vor, die die Iris durchschimmern und peripher bis zum Fornix conjunctivae sich verfolgen läßt.

## 2. Äußere Augenhaut.

Die äußere Augenhaut oder Faserhaut läßt sich in zwei Abteilungen einteilen: die hintere, umfangreichere Sclera und die vordere, kleinere Hornhaut.

### a. Die Sclera.

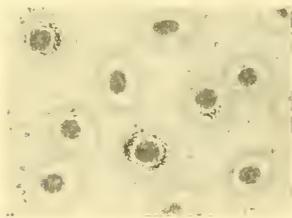
Nach HELFREICH<sup>1</sup> fehlt der Scleralknorpel bei Salamandrinen, während LEYDIG<sup>2</sup> ihn bei *Proteus* und *Menopoma* konstatierte.

LEUCKART (76) sagt: »Unter den Amphibien und Fischen gibt es allerdings einige Arten, deren äußere Augenhaut eine gleichfalls nur einfache bindegewebige Textur hat, aber abgesehen davon, daß die Zahl derselben eine sehr geringe ist (unter den Amphibien gehören dahin die Ringelnatter und der Salamander).« — »Bei *Triton*, den LEYDIG gleichfalls den Arten mit einfach bindegewebiger Sclera zurechnet, sehe ich an gut gelungenen Schnitten einen schmalen Knorpelring, der in die Äquatorialzone des Bulbus eingelagert ist und aus einer einzigen Lage dicht gedrängter kernhaltiger Zellen besteht.« Bei *Cryptobranchus japonicus* ist schon früher ein solcher von vielen Autoren und besonders neuerdings von LAUBER (03) nachgewiesen worden, während er nach diesem Autor (02) bei *Triton cristatus* und *Salamandra maculosa* völlig verloren gegangen ist.

Den hinteren größeren Anteil umfassend, macht die Sclera drei Fünftel der äußeren Augenhaut aus. Es ist hervorzuheben, daß beim *Onychodactylus* außer dem fibrillären Bindegewebe noch die Knorpelsubstanz an ihrer Zusammensetzung beteiligt ist; danach teilt sich die Sclera wieder in einen hinteren, Knorpel einschließenden und einen vorderen fibrösen Abschnitt ein.

<sup>1</sup> und <sup>2</sup> zit. bei HOFFMANN (73—78).

Am hinteren Abschnitte bildet der Scleralknorpel eine nicht gleichmäßig zusammenhängende Platte, sondern weist mehrfache Unterbrechungen auf, so daß er auf Schnittpräparaten vielfach zerstreute kleine Inseln erkennen läßt, deren Zwischenräume vom fibrillären Bindegewebe ausgefüllt werden. Dicht der Innenfläche der Sclera anliegend ist die Knorpelplatte einer minimalen Schwankung von Dicke unterworfen, so daß sie gewöhnlich nur aus einer oder zwei und höchstens drei Zellenlagen besteht. Ihre freien Ränder enden mehr oder weniger abgerundet. Der Knorpel ist hyalin. Die Zelle ist blasig und von rundlicher Form, mit gleichförmigem Kern; sie füllt das Knorpelhöhlchen vollständig aus. Gegen die freien Oberflächen finden sich zuweilen der Fläche nach abgeplattete schmale Zellen. Wie seit langem von SCHMIDT, GOODARDT und v. HOEVEN<sup>1</sup>, REJSEK<sup>2</sup> und LAUBER (03) bei *Cryptobranchus japonicus*, von LEYDIG<sup>3</sup> bei *Menopoma* und von LEUCKART (76) und LAUBER (02) bei der Seeschildkröte (*Thalassochelys caretta*) gefunden wurde, sehe ich auch bei meinen Präparaten vor-  
treffliche pigmentierte Knorpelzellen (Textfig. 4), deren gelblich bis



Textfig. 4.

Scleralknorpel mit pigmentierten  
Knorpelzellen.

schwarzbraunes Pigment in sehr verschiedener Menge um den Kern abgelagert ist, bald äußerst reichlich, bald sehr spärlich, oder völlig fehlend. Das fibrilläre Bindegewebe, welches in der Hauptsache außen vom Knorpel, zum kleineren Teil zwischen den Knorpelstücken sich befindet, verjüngt sich vorwärts allmählich, während es hinten dagegen immer mehr an Dicke zunimmt, so daß es, schließlich zweimal so

dick als die Knorpelschicht werdend, für den Nervus opticus eine ziemlich weite Öffnung, das Foramen opticum sclerae, darbietet. Um dieses Loch ordnen sich die Fasern ringförmig, sphincterartig an, im Gegensatz zur gewöhnlichen meridionalen oder radiären Faseranordnung; daraus ist leicht zu ersehen, daß man auf Meridionalschnitten des Bulbus an dieser Stelle Querschnittfelder von Fasern und Kernen trifft. Die äußersten Fasern der Sclera gehen ohne Unterbrechung in das den Nervus opticus umhüllende Bindegewebe über.

Was anderseits den vorderen Abschnitt betrifft, so kann man ihn sich als eine sich vorwärts allmählich verjüngende knorpelfreie Membran vorstellen, deren meridionale Bindegewebsfasern ohne scharfe

<sup>1</sup>, <sup>2</sup> und <sup>3</sup> zit. bei LAUBER (03).

Grenze in die Tunica propria der Hornhaut übergehen. Außen zwischen ihm und dem episcleralen Gewebe befinden sich abgeplattete Pigmentzellen.

Da die Bindegewebsfasern der Sclera sehr lange Kerne einschließen, ähneln sie sehr dem Sehngewebe. Das episclerale Gewebe, welches außerhalb der Sclera eine mehr oder weniger dichte Lage darbietet, ist zum Ansatz der Augenmuskeln bestimmt und setzt sich weiter vorn in das subepitheliale Gewebe der Conjunctiva fort. Wie eben hervorgehoben, befindet sich zwischen ihm und der Sclera eine unterbrochene Pigmentzellenlage. Innen begrenzt die Sclera die Chorioidea, zwischen beiden ist eine abgeplattete Kerne führende Endothelschicht vorhanden, welche am hinteren Abschnitt unmittelbar die Innenfläche der Knorpelsubstanz als eine Art Perichondrium bekleidet.

### b. Die Hornhaut.

Nur auf das Zitieren der PFITZNERschen Arbeit über das Corneaeepithel mich beschränkend, will ich gleich zur eignen Betrachtung übergehen, ohne auf die zahlreiche Literatur der Amphibiencornea weiter einzugehen. PFITZNER (97) sagt: »Das Epithel der Conjunctiva corneae zeigt beim Fisch und bei der Amphibienlarve genau denselben Bau wie die Epidermis, und sind keine LEYDIGSchen Zellen zur Entwicklung gekommen — wahrscheinlich weil es nur aus zwei niedrigen Zellenlagen besteht (wenigstens bei der Salamanderlarve). Nach der Metamorphose verhält es sich verschieden: a. Urodelen. Beim Salamander bleibt es zweischichtig, beim *Triton* wird es dreischichtig. Die oberflächliche Lage trägt einen gestrichelten Cuticularsaum. b. Anuren. Beim Frosch ist es dreischichtig, und die oberste Schicht stellt ein echtes Stratum corneum dar.«

Die Fortsetzung der Sclera bildend, besteht die etwa 0,08 mm dicke Hornhaut aus fünf aufeinander liegenden Schichten: dem vom Conjunctivalepithel sich fortsetzenden Epithel, der darunter befindlichen Membrana elastica anterior, der dicksten Substantia propria, der feinen, aber starken Membrana elastica posterior und schließlich der Endothelschicht.

Das Epithel ist ein geschichtetes Pflasterepithel, welches gegen den Fornix conjunctivae hin etwas zahlreichere Zellenlagen trägt. Im mittleren größten Anteil der Cornea weist es einen Übergangstypus auf, welcher eine Mittelstellung zwischen zwei Formen einnimmt, und zwar zwischen zweischichtigen und dreischichtigen Typen, von denen PFITZNER den ersteren beim Salamander, den letzteren bei *Triton*

konstatieren konnte. Es ist dies leicht zu ersehen, da die Zwischenzellen zwischen den oberflächlichen und tiefen Zellschichten ungleichmäßig zerstreut liegen und keine zusammenhängende Lage bilden. Die oberflächliche Zelle ist von ziemlich abgeplatteter unregelmäßiger Form mit ebenfalls abgeplatteter Kerne, der durch Hämatoxylin viel intensiver tingiert wird wie der der andern Zellschichten. Die freie Oberfläche dieser Zelle weist einen dicken zierlichen Cuticularsaum auf, welcher sich durch deutliche Längsstreifung auszeichnet, während er bei Fröschen vollständig fehlt. Die tiefe Zelle ist ziemlich lang, kubisch und trägt einen der Fläche nach ein wenig abgeplatteten großen Kern, wie dies beim Salamander und *Triton* der Fall ist, im Gegensatz zu den Fröschen. Sehr selten habe ich die Kernteilungsfigur in dieser Schicht feststellen können. Das untere Ende der Zellen ist uneben, etwas aufgetrieben, und man kann dies mit Recht als LANGERHANSschen Fußsaum deuten. Die Zwischenzelle trägt mannigfaltige Form mit gleichförmigem Kerne. Der Leib aller Zellarten ist fein granuliert. Die Intercellularbrücken konnte ich kaum nachweisen. LEYDIGSche Zellen sah ich nicht.

Die Membrana elastica anterior stellt direkt hinter dem Epithel ein dünnes Häutchen dar, welches aus einer dichten Durchflechtung feiner wellenförmiger Fasern besteht.

Die Substantia propria bildet die direkte Fortsetzung der Sclerafasern und zeigt ungefähr eine Dicke von 0,06 mm. Im Gegensatz zum groben, dicht zusammenliegenden und mehr geradlinigen Charakter der letzteren zeigen ihre Fasern ein mehr lockeres, feines und wellenförmig stark gekrümmtes Aussehen. Gegen die vordere Fläche zu verdichten sie sich zum Aufbau der vorderen elastischen Membran. In der Substantia propria trifft man zahlreiche, von vorn nach hinten abgeplattete, kleine Spalträume, in welchen ebenfalls stark abgeplattete Kerne enthalten sind, in denen wir es wohl mit fixen Hornhautzellen zu tun haben. Auf Flächenschnitten der Cornea erkennt man diese Zelle als unregelmäßig vieleckiges oder sternförmiges Körperchen, welches ringsum von einem mehr oder weniger ausgeprägten Spaltraum umgeben ist.

Die Membrana elastica posterior weist eine deutlich ausgeprägte, dünne, stark lichtbrechende Membran auf.

Was zuletzt das Endothel anlangt, so bildet es zugleich die Epithelschicht der vorderen Augenkammer. Der an Höhe stark verkleinerte Zellkörper trägt einen etwas dickeren platten Kern. Häufig ist diese Epithelschicht von der vorigen Schicht abgelöst.

### 3. Mittlere Augenhaut.

Hierzu gehören die Chorioidea, der Ciliarkörper und die Iris.

#### a. Die Chorioidea.

Diese erstreckt sich hinten von der Eintrittsstelle des Nervus opticus, vorn bis zur Ora optica; sie ist an Blutgefäßen und Pigmentzellen reich und setzt sich aus drei Schichten zusammen: der Lamina basalis, Lamina chorio-capillaris und Lamina suprachorioidea.

Während die Lamina basalis innen unmittelbar dem Pigmentepithel der Netzhaut anliegt, berührt sie außen die Lamina chorio-capillaris. Sie stellt eine dünne, durchsichtige und homogene Membran dar.

Die Lamina choriocapillaris macht den wesentlichen Teil der Chorioidea aus. Ihre dicke, jedoch äußerst lockere Grundsubstanz wird aus einem Maschenwerk hergestellt, das aus einer Durchflechtung der Bindegewebsfasern und der sternförmigen Pigmentzellen mit vielfach geteilten Fortsätzen zusammengesetzt wird. Die Maschenräume sind durch die weiten Blutcapillaren ausgefüllt, deren Endothelkerne sich deutlich erkennen lassen. Die Pigmentzellen, die reichliche schwarzbraune Körner einschließen, nehmen ihre Lage in der Hauptsache an dem äußeren Teil dieser Schicht, so daß sie hier zu einer dickeren Schicht verdichtet sind.

Was endlich die Lamina suprachorioidea s. fusca anlangt, so überzeugt man sich, daß es sich um ein durch Bindegewebsfasern und Pigmentzellen zusammengesetztes Häutchen handelt. Bei ihrer Ablösung bleibt sie häufig teils an der Sclera, teils an der Chorioidea selbst angeheftet; im letzteren Falle gehen die Pigmentzellen ohne scharfe Grenze in die Pigmentschicht der Lamina choriocapillaris über. Innen berührt die Suprachorioidea direkt die Endothelschicht der Sclera.

Nach dem hinteren Pol des Bulbus zu, wo an der Eintrittsstelle des Opticus ihre Pigmentzellen ohne Unterbrechung folgend den letzteren scheidenartig umgeben, nimmt die Chorioidea allmählich an Dicke zu. Der Opticus trägt hier demnach eine doppelte Umhüllung, eine sclerale und eine chorioideale, und scheint ein wenig eingeschnürt zu sein. Die zu der Chorioidea führenden Blutgefäße treten zum Teil zwischen der den Opticus umhüllenden Pigmentschicht und der von der Sclera herkommenden Opticusscheide in den Bulbus hinein.

### b. Der Ciliarkörper.

Nicht stark ausgebildet ist das Corpus ciliare beim *Onychodactylus*. Es geht hinten von der Ora optica aus und vorn ohne scharfe Grenze in die Iris über. Mit demjenigen Anteil der mittleren Augenhaut, der von der modifizierten Netzhaut, d. h. dem cylindrischen Epithel ausgebildet ist, haben wir es demnach in diesem Körper zu tun. Innen wird derselbe von diesem Cylinderepithel bekleidet, dessen hohe Zellen, fein granuliert, auffallend lange Kerne führen. Dann folgt eine dicke Schicht von Pigmentzellen, welche sich von denen der Pigmentschicht der Retina fortsetzt und hier eine bedeutendere Dickenzunahme erfährt, so daß sie an Schnittpreparaten als ein breites, schwarzes Band kenntlich ist. Endlich kommt eine ziemlich umfangreiche Grundsubstanz, die aus Durchflechtung der lockeren Bindegewebsbündel gebildet wird und die die Ciliarmuskeln einschließt. Außen begrenzt der Ciliarkörper direkt die Übergangsstelle zwischen Chorioidea und Cornea.

An dieser Stelle habe ich etwas auf die Ciliarmuskeln einzugehen. Zuerst sahen MILNE-EDWARDS<sup>1</sup> bei Batrachiern, dann LEUCKART (76) bei nackten Amphibien (Fröschen und Tritonen) einen Ciliar- oder Accommodationsmuskel völlig fehlen und bezweifelten dessen Vorhandensein. Aber CARRIÈRE<sup>2</sup> sah bei Anuren in der Rückseite des Corpus ciliare am Ligamentum pectinatum einen kleinen Muskel. Vom Froschauge sagt VIRCHOW (85), daß der ciliare Muskel vorn an die Sclera, hinten an die Chorioidea so befestigt ist, daß er die Richtung eines Tensor chorioideae hat. BEER (98) macht über die Accommodation des Amphibiensauges eine grundlegende, ausgiebige Studie, er sagt: »Bei den Kröten, Wassersalamandern und Landmolchen ist eine stärkere Entwicklung des Ciliarmuskels vorhanden. Die glatten Muskelfasern, die vom scleralen Rand der Hornhaut, zum Teil auch von den äußeren Faserzügen des lockeren, maschigen Lig. pectinatum entspringen, nach hinten gegen die Chorioidea ziehen und hier im tiefschwarzen Pigment oft eine beträchtliche Strecke hinter der Ora optica verschwinden.« Bei der Salamanderlarve sah FISCHER (00) einen meridional laufenden Zug von Zellen, welcher vom andern Bindegewebe wenig differenziert war. Über das Amphibiensauge bemerkt WIEDERSHEIM (02): Eine positive Accommodation für die Nähe geschieht durch die langsame Kontraktion eines meist recht schwach entwickelten, zwischen Iriswurzel, Sclera und Chorioidea angeordneten Ciliarmuskels. Ganz kürzlich

<sup>1</sup> und <sup>2</sup> zit. bei BEER (98).

veröffentlichte TRETJAKOFF (06) eine Arbeit, welche über den Protractor lentis der Urodelen handelt; darin wird folgendes betont: »Der *M. ciliaris*, der als *M. tensor chorioideae* gelagert ist und nur aus meridionalen Fasern besteht, ist in der Zweifzahl vorhanden — *M. tensor chorioideae dorsalis* und *M. tensor chor. ventralis*. Beim Salamander und *Triton* stellt er sich nicht als eine kontinuierliche Schicht von Muskelfasern dar, sondern ist temporal und nasal unterbrochen. — Außer dem Tensor chorioideae ist in dem unteren Netzwerk des Kammerdreiecks noch ein Muskel, *M. protractor lentis*, vorhanden. Dieser auch aus glatten Muskelfasern zusammengesetzte Muskel hat die Form eines runden Stranges, der von der Spitze der Ciliarfalte nach vorn, nach unten und temporalwärts in dem Netzwerke des Hornhautwinkels zieht.

Was den Ciliarmuskel meines Tieres anbetrifft, so stimmt er im großen und ganzen mit der Darstellung TRETJAKOFFS überein.

Der *M. tensor chorioideae* ist in meridionaler Richtung angeordnet, auf dorsaler und ventraler Seite des Bulbus besonders gut ausgebildet und hat eine sehr umfangreiche Ausbreitung. Sein dünnes, in der Dicke höchstens aus drei bis vier glatten Muskelzellen bestehendes Bündel entspringt von der Grundsubstanz der Chorioidea und zieht vom Ciliarkörper außen und der Sclera dicht anliegend vorwärts, sich endlich an der Verbindungsstelle der Cornea und Iriswurzel befestigend.

Es ist mir geglückt, daß ich einen zweiten Ciliarmuskel in voller Deutlichkeit nachweisen konnte. Ein großes Bündel bildend, befindet sich dieser einzige, deutlich ausgeprägte *M. protractor lentis* (*M. prot*) an der unteren Seite des Bulbus; wie TRETJAKOFF sagt, trägt er beim *Onychodactylus* ebenfalls die Form eines rundlichen Stranges, welcher auf dem Längsschnitt, also senkrechtem, meridionalen Schnitt des Bulbus, spindelförmig aussieht. Er zieht, vom hervorragendsten Teil des Ciliarkörpers ausgehend, nach vorn und unten und findet sein Ende in dem Zwischenraum der Cornea und Iriswurzel. An seinem ciliaren (inneren) Ansatzteil, der der betreffenden Spitze der Spindel entspricht, werden die Muskelfasern sehr dünn und treten durch eine Spalte, die ventrale Augenspalte, in die Binnenhöhle des Augapfels hinein, um schließlich in die auffallend feinen Zonulafasern überzugehen. An dieser Stelle ist die Pigmentschicht des Ciliarkörpers in die Spalte umgeschlagen, so daß der Protractor lentis eine Strecke weit von ihr bekleidet ist.

### c. Die Iris.

Die Iris des *Onychodactylus* geht vom Ciliarkörper aus und zieht weiter nach vorn hin, um endlich mit ihrem mehr oder weniger verdichteten, abgerundeten Pupillarrand vor der Linse aufzuhören. Es lassen sich drei Schichten unterscheiden, von vorn nach hinten gerechnet: das Endothel, das Stroma und die Pars iridica retinae. Die beiden letzteren teilen sich wiederum in je zwei Schichten. Im Stroma eingebettet liegt der Sphincter pupillae.

Die Endothelschicht bildet die Fortsetzung von der der Cornea, ist auffallend fein und trägt abgeflachte Kerne.

Aus Bindegewebe, Blutgefäßen und Pigmentzellen bestehend, stellt das Stroma die dickste und lockerste Schicht der Iris dar, welche wie gewöhnlich in eine vordere Grenzschicht und Gefäßschicht eingeteilt wird. Die vordere Grenzschicht besteht aus einer Durchflechtung von Pigmentzellenfortsätzen und Bindegewebsfasern, und man gewahrt sie auf Schnittpräparaten als eine dünne, aus der Anastomosierung der Pigmentzellenfortsätze bestehende, schwarze Platte. Vielfach dringen diese Pigmentfortsätze zwischen die Blutgefäße der nächstliegenden Schicht ein. Die Gefäßschicht ist dick und enthält reichliche Blutgefäße, in deren Zwischenräumen Pigmentfortsätze der vorigen Schicht verteilt sind; die Endothelkerne der Blutgefäße sind sehr deutlich erkennbar. Nach dem Pupillarrand zu ist eine dicke, ringförmige Anordnung von spindelförmigen Zellen zu bemerken, welche nichts anderes ist, als der Sphincter pupillae. Derselbe ist seit langem bei Urodelen und anuren Amphibien von vielen Autoren besprochen worden, von denen die älteren seine Existenz gänzlich leugneten, während er anderseits aber von andern mit Recht anerkannt wird; besonders durchforschte HERZOG (02) ausführlich seine Entwicklungsgeschichte. Beim *Onychodactylus* stellt er ein äußerst deutlich ausgeprägtes circuläres Bündel von spindelförmigen Zellen dar. Es ist viel Arbeit geleistet worden in einem interessanten Problem, dem Verhältnis der Irismuskelfasern zum Pigment. Zuerst sagt GRÜNHAGEN (66), daß beim Frosch und Säugtiere die Substanz, aus welcher die Fasern des Sphincter pupillae gebildet sind, das Licht mit gelblichem Glanze reflektiert, der Kern öfters granuliert ist. KÖLLIKER kam zur Ansicht, daß das Pigment in den Faserzellen des Sphincter sitze. Nach FABER (76) sind die Muskelfasern des Dilator des Menschen mehr oder weniger pigmentiert; pigmentierte Muskelzellen wurden auch beim Rinde (Sphincter) gefunden; Amphibien und Fische besitzen

wieder glatte, nicht selten pigmenthaltige Muskelfasern im Sphincter. Bei den Fischen und Amphibien (Aal, Salamander und Frosch) verfolgte STEINACH (91, 92) die Pigmentierung der Irismuskelzellen in verschiedener Weise und gelangte zu dem folgenden Resultat: »Nach ihrer Anordnung, ihrer Gestalt und Größe, nach ihrer Struktur und schließlich im Hinblick auf ihre Funktion kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß die beschriebenen, den Sphincter pupillae der Fische und Amphibien aufbauenden pigmentierten Spindelzellen keine Pigmentzellen im gewöhnlichen Sinne des Wortes — sondern »pigmentierte, glatte Muskelfasern« sind. Nachher aber äußert GRÜNHAGEN (93) die Ansicht: »Ich möchte die Frage, ob die Sphincterzellen der Froschiris echte Pigmentzellen seien oder nicht (das Pigment in oder um die Zelle liege), fürs erste noch als eine offene betrachten.« Ich möchte hier das Vorhandensein der pigmentierten glatten Muskelfasern mit Bestimmtheit betonen; meine vielen Präparate (Fig. 17, Taf. IV) eignen sich wohl zur Klärung dieser Tatsache. Der kernhaltige Zellteil sieht ganz hell und völlig pigmentfrei aus und weist gegen den pigmentierten Teil einen auffallend schroffen Gegensatz auf.

Durch erheblich reichen Pigmentgehalt zeichnet sich die *Pars iridica retinae* aus; sie sieht wie ein ganz schwarzes, breites Band aus und besteht aus zwei gesonderten Schichten. Die eine ist die hintere Grenzschicht, welche, die weitere vordere Fortsetzung der Pigmentepithelschicht der Retina bildend, aus einer Ansammlung von spindelförmigen Pigmentzellen besteht, deren einer Teil neuerdings von vielen Seiten als *Dilatator pupillae* angenommen wird. Der kernführende Teil der Zelle ist verhältnismäßig hell und läßt den gefärbten Kern ziemlich deutlich veranschaulichen. Die hinterste Schicht der Iris ist die Pigmentschicht, welche die Fortsetzung des Cylinderepithels des Ciliarkörpers und damit unmittelbar des inneren Blattes der Retina bildet. Hier haben die Zellen eine Umgestaltung erfahren, und zwar zeigen sie eine ganz ähnliche Beschaffenheit wie das Pigmentepithel der Retina; der kernführende Zellteil ist gleichfalls mehr oder weniger durchsichtig. — Gegen den Pupillarrand hin verdichten sich diese Pigmentschichten sehr stark und bilden die schwarze Verdickung.

#### 4. Innere Augenhaut der Retina.

Hinten von der Eintrittsstelle des Opticus, vorn bis zum Pupillarrande sich erstreckend, läßt sich die Netzhaut in drei Abteilungen gliedern: die *Pars optica*, *Pars ciliaris* und *Pars iridica retinae*. Da

von den zwei letzteren oben an den betreffenden Stellen schon die Rede war, wird hier nur die Pars optica in Betracht gezogen werden. Wie die Entwicklungsgeschichte uns lehrt, wird die Retina in der Regel aus zwei genetisch differenzierten Blättern, dem inneren und äußeren, zusammengesetzt. Das äußere einfache Blatt stellt die Pigmentepithelschicht dar, während sich das innere wiederum in die Neuroepithel- und Gehirnschicht teilt. Von außen gerechnet, kommen die folgenden Retinaschichten vor:

- 1) Pigmentepithelschicht,
- 2) Schzellenschicht,
- 3) Membrana limitans externa,
- 4) äußere Körnerschicht,
- 5) äußere reticuläre Schicht,
- 6) innere Körnerschicht,
- 7) innere reticuläre Schicht,
- 8) Ganglienzellenschicht,
- 9) Nervenfaserschicht,
- 10) Membrana limitans interna.

Von diesen gehören 1) zum äußeren Blatt 2)—4) zur Neuroepithelschicht und 5)—10) zur Gehirnschicht des inneren Blattes.

#### a. Die Pigmentepithelschicht.

Zwischen der Membrana basalis der Chorioidea einerseits, der Schzellenschicht andererseits liegend, erweist sich diese Schicht als eine einschichtige Cylinderzellenlage, welche mit der ersteren sehr viel inniger in Verbindung steht als mit der letzteren, so daß sie sich von der Schzellenschicht leichter ablösen kann. Von der Fläche beobachtet, sehen die einzelnen Pigmentzellen polygonal aus und sind von den benachbarten durch helle, breite Linien geschieden. Bei Amphibien ist die Zellenform seither ausschließlich als hexagonal bezeichnet worden; BODEN und SPRAWSON (92) [noch früher KUHN (77)] sagen allerdings von vielen Wirbeltieren (Schaf, Ochs, Kaninchen, Katze, Schwein, Huhn und Frosch) folgendermaßen: »Hexagonal cells are certainly the most numerous; heptagonal cells come next, and scattered at intervals throughout a preparation, cells with four, five, eight, nine, ten and eleven sides are also found.« Beim *Onychodactylus* trifft man ebenfalls sechseckige Zellen am meisten an; auch kommen die fünf- und siebenneckigen vor, aber in auffallend geringer Anzahl. Die Zelle besteht aus zwei in Bau und Aussehen durchaus verschiedenen Abteilungen. Der äußere Anteil, der als Protoplasmakuppe (ANGELUCCI) bezeichnet

wird, enthält reichliches Protoplasma und sieht hell aus. Der hier befindliche, stark granulierte Kern ist blasig und erscheint in Flächenansicht rundlich, in Seitenansicht ellipsoid. Er hat Neigung, dem äußeren Rand der Zelle genähert zu liegen. In bezug auf den eigentlichen Inhalt der Pigmentzelle, abgesehen vom Kerne, vermißt man nach MORENO (72) bei *Triton* orangegefärbte Fetttröpfchen, während er bei *Salamandra maculata* sie stets auffindet. Nach ANGELUCCI (78) sind sie Öltropfen, und die aleuronoiden Körner (Myeloidkörner) werden bei *Triton* mit Sicherheit konstatiert.

Der innere Teil, die Pigmentbasis (ANGELUCCI), ist mit reichlichen Pigmentkörnern ausgefüllt; in Seitenansicht erweist er sich als eine schwarze Zone. Während seine Grenze gegen den äußeren Teil relativ deutlich ist, schiebt er nach innen zu unregelmäßige Fortsätze zwischen die Sehzellen, welche ich bei einer im Halbdunkel gehaltenen Larve vor der Metamorphose bis zur Körnerschicht der Sehzellen verfolgen konnte. An dem Flächenschnitt der Retina kann man das Verhältnis der Pigmentfortsätze zur Sehzelle als ein typisches Mauerwerk erkennen.

Bekanntlich sind die Pigmentkörner dieser Zellschicht von denen der Chorioidea leicht zu unterscheiden dadurch, daß hier die Körner vom schwarzen Ton der Chorioideakörner weit entfernt sind und eine unregelmäßige Gestalt haben, während in der Chorioidea eine mehr oder weniger kugelige Gestaltung herrscht. Wie schon M. SCHULZE (66), FRISCH (68), MORANO (72), BODEN und SPRAWSON (92) und SCHERL (92) betont haben, finde auch ich an mit Formol fixierten Präparaten nicht nur stäbchen-, nadel-, spindel- oder kristallinische Körner, sondern auch, wie SCHERL gesehen hatte, vielfach unregelmäßige, asymmetrische. Bei dem Aufbau der Pigmentfortsätze ordnen sich die Körner in bestimmter Weise so an, wie FRISCH sagt, daß sie stets mit ihrer Längsachse denen der Sehzellen parallel stehen. Was die Dichtigkeit des Pigmentinhaltes anbetrifft, so ist sie einer bedeutenden örtlichen Verschiedenheit unterworfen; so sind die Körner näher dem hinteren Augenpol viel lockerer angesammelt, als am vorderen Teil; in der Gegend des Ciliarkörpers ist sie am stärksten, so daß das Pigmentepithel hier einen zusammenhängenden schwarzen Saum vorstellt; damit ist es hier schwierig, den Kern aufzufinden.

#### b. Die Sehzellenschicht.

Wie in der Regel, sollen hier die Stäbchen- und Zapfensehzellen in Betracht gezogen werden.

Die Stäbchensehzellen sind schlank, bestehen aus drei Abschnitten: dem Außenglied, Innenglied und Stäbchenkorn mit Stäbchenfaser. Das Außenglied erweist sich als ein Cylinder mit abgerundetem Ende, und seine Länge beträgt etwa vier- bis fünfmal so viel wie die Breite. Auf Flächenschnitten der Retina scheint es kreisrund oder mehr oder weniger polygonal, dies durch gegenseitigen Seitendruck veranlaßt, und ist von den benachbarten durch Pigmentfortsätze geschieden. Der ganzen Länge nach zeigt es Querstreifung, deren einzelne Streifen achromatisch sind und eine äußerst verlängerte Keilform haben. Die Basis des Keiles ist peripher, die Spitze in die Tiefe gerichtet. Entsprechend diesen Streifen kann das Glied in zahlreiche Scheiben zerfallen. — Die Grenze der beiden Glieder ist durch eine schmale durchsichtige Querlinie hergestellt. Unmittelbar innen von derselben zeigt das Innenglied einen querellipsoiden Körper, das Stäbchenellipsoid, dessen starke Affinität gegen Farbstoff besonders an der äußeren Partie hervortritt; dann kommt das eigentliche Innenglied, welches eine sehr geringe Färbbarkeit besitzt und sich ein wenig verschmälernd in das Stäbchenkorn übergeht. Dasselbe wird durch einen großen ellipsoiden Kern vorgestellt, dessen Längsachse choriovitreal steht; es enthält reichliche, mit Kernfärbungsmitteln leicht tingierende Körnermasse. Innen setzt sich das Korn allmählich in den feinen fadenartigen Fortsatz fort, welcher nichts andres ist als die Stäbchenfaser, die die äußere Körnerschicht durchpassierend die äußere reticuläre Schicht erreicht.

Die Zapfensehzellen sind an Zahl und Größe viel geringer wie die Stäbchensehzellen. Sie werden aus dem eigentlichen Zapfen und dem Zapfenkorn mit Zapfenfaser aufgebaut. Der eigentliche Zapfen wird in ein Außen- und ein Innenglied geteilt, von denen das erstere eine schmale Kegelform trägt und wie bei der Stäbchensehzelle jedoch mit schwächerer Querstreifung ausgestattet ist, während das Innenglied mit dem angeschwollenen Ellipsoid nach und nach verjüngt in das Korn und die Faser übergeht. Öfters übertrifft das eigentliche Innenglied das Ellipsoid an Größe. Zwischen Außenglied und Ellipsoid befindet sich häufig eine kleine Ölkugel. An Form und Größe ist der Zapfen sehr variabel, so daß bald einer auffallend kurz, bald einer sehr schlank ausfällt.

### c. Die Membrana limitans externa.

Es ist ein auffallend feines, mehr oder weniger wellenförmig geschlängelttes Häutchen, welches die äußeren Körner der folgenden Schicht horizontal miteinander in Verbindung stehen läßt.

#### d. Die äußere Körnerschicht.

Diese Schicht besteht aus zwei Kernreihen, welche nichts anderes sind, als die Kerne der Stäbchen- wie Zapfenzellen. Die ellipsoiden, mit ihrer Längsachse stets chorio-vitreale stehenden Kerne erweisen sich hier und da, wo sie von den benachbarten den Seitendruck erleiden, als vielseitige Körper. Ihr Körper, der von den Zellelementen aller Retinaschichten der größte ist, tingiert sich schwach und sieht blasig aus, indem die Anordnung des Chromatins sehr locker ist. Außer den eben angeführten zwei Kornreihen kommen noch andre, kleinere Kernelemente vor, welche, der nächstfolgenden Schicht dicht genähert liegend, sich durch Hämatoxylin äußerst intensiv färben; während sie von vielen Autoren in vielfacher Weise erklärt und auch vielfach genannt worden sind, ist DOGIEL (88, 91) der erste, der an ihnen eine bipolare Natur ermittelte und sie als »subepitheliale Zellen« bezeichnete. Kurz danach erhob RAMÓN Y CAJAL (93) gleichen Befund wie DOGIEL und gab ihnen die Benennung von »bipolaires déplacées«. Abgesehen von den zelligen Elementen darf man hier noch die faserigen nicht übersehen; es sind die Stäbchen- und Zapfenfasern und die Radialfasern, welche alle diese Schicht senkrecht durchziehend mit den zelligen Elementen ein sehr lockeres Maschenwerk bilden helfen; ein solches ist am Flächenschnitt deutlich zu veranschaulichen.

#### e. Die äußere reticuläre Schicht.

Diese stellt eine äußerst dünne Schicht dar und wird aus verhältnismäßig dichter Durchflechtung von verschiedenartigen Fasern gebildet. An ihrer Zusammensetzung beteiligen sich die folgenden Elemente: erst die Stäbchen- und Zapfenfasern mit verbreiteten Basen, dann die Radialfasern und schließlich die Fortsätze der benachbarten verschiedenen Zellarten.

#### f. Die innere Körnerschicht.

Die dickste von allen Retinaschichten. Es lassen sich drei Schichten aufstellen. Die äußerste Schicht führt vor allem unregelmäßige, mehr oder weniger horizontal abgeplattete Zellen und wird im allgemeinen als »die Schicht der horizontalen Zellen« bezeichnet, an welcher RAMÓN Y CAJAL (93) die eine Zellart der vorhergehenden Schicht dicht genähert, die andre mehr in der Tiefe gelagert fand und danach »cellules horizontales externes« und »cellules horizontales internes« unterschied. Die zweite Schicht ist aus den mit der Längsachse ehoriovitreal

stehenden Zellen aufgebaut, deren äußere Abteilung LANDOLT (71) bei Salamander und *Triton* als starken Fortsatz bis zur äußeren Körnerschicht verfolgen konnte und »Keule« nannte. An dieser sog. »Schicht der bipolaren Zellen« unterscheidet RAMÓN Y CAJAL auch eine Schicht der größeren äußeren und der kleineren inneren Bipolaren. Die dritte Schicht enthält unregelmäßige, an Größe sehr variable Zellen und stellt die »couche des cellules amacrines« von RAMÓN Y CAJAL, »die pararetinäre Zellschicht« von KALLIUS (94) vor. Außerdem sind in dieser Körnerschicht noch die Radialfasern und deren lange großen, blasenartigen Kerne aufzufinden.

#### g. Die innere reticuläre Schicht.

Die innere reticuläre Schicht hat ungefähr die halbe Dicke der vorigen Schicht und scheint hauptsächlich aus feinen Körnern zu bestehen, welche aber in der Tat nichts anderes sind, als die Schnittflächen der Fortsätze von verschiedenartigen Zellelementen. Durch diese Schicht hindurch ziehen die Radialfasern nebeneinander parallel in fast regelmäßigen Abständen senkrecht hin. Gegen die benachbarten Schichten zu wird die Körneranordnung lockerer, insbesondere gegen die Ganglienzellschicht hin; hier ist die Neigung der Radialfasern, sich zu erweitern, gut erkennbar. Von der diffusen Anordnung abgewichen, sind die Körner in den geschwollenen Linien sehr dicht angesammelt, so daß diese Schicht so aussieht, als ob sie von mehreren horizontalen Linien durchsetzt ist. Nach innen hin werden diese Linien gröber, indem auch ihre Abstände dementsprechend weiter werden. Im allgemeinen wird die Dichtigkeit der Körner vom hinteren Augenpol nach vorn hin allmählich größer, wenngleich die Höhe der Schicht dagegen bedeutend abnimmt. Selten traf ich in dieser Schicht rundliche Kerne an; an solcher Stelle ordnen sich die Körner um den Kern mehr oder weniger ringförmig verdichtet an.

#### h. Die Ganglienzellschicht.

besteht aus großen Ganglienzellen, welche meist einzeilig, zuweilen zweizeilig angeordnet sind; bald liegen sie gruppiert, bald weiter auseinander gespreizt. An Größe und Form sind sie sehr variabel, so daß man darunter auffallend größere antrifft. Zwischen den Zellen laufen die Radialfasern hin.

#### i. Die Nervenfaserschicht.

Die Nervenfaserschicht besteht durchaus aus marklosen, feinen Fasern, welche mehr oder weniger wellenförmig gebogenen Verlauf

zeigen; an der Eintrittsstelle des Opticus ist sie am dicksten, während sie nach vorn hin nach und nach an Dicke abnimmt.

#### j. Die Membrana limitans interna.

Eine auffallend feine Membran, die dem Glaskörper dicht anliegt.

#### Die Stützelemente der Netzhaut.

Die Radialfasern, welche zuerst von MÜLLER als Stützfasern einer genaueren Untersuchung gewürdigt worden sind, stellen die ausschließlichen Stützelemente der Retina vor und bilden chorioidal und vitreal miteinander durchfilzend je ein festes Häutchen, die Membrana limitans interna bzw. externa.

Mit breiten kegelförmigen Basen beginnen die Radialfasern an der innerhalb der Nervenfaserschicht befindlichen Stelle, wo sie, wie eben gemeldet, einander durchflechtend, die Membrana limitans interna herstellen. Dann gehen sie durch die Nervenfaser- und Ganglienzellschicht peripher; ihre kegelförmigen Erweiterungen lassen sich bis zur Grenze der letzteren und inneren reticulären Schicht verfolgen. In der letzteren Schicht werden sie plötzlich schmal, und in der inneren Körnerschicht bekommt jede Faser einen großen, ellipsoiden oder spindelförmigen oder vielmehr keulenförmigen Kern, welcher mit seinem stumpfen Ende stets chorioidal gerichtet ist, und, wie SCHIEFFER-DECKER (86) sagt, auch stets in der vitrealen Hälfte dieser Schicht die Lage einnimmt. Er unterscheidet sich von andern Körnern durch die Eigentümlichkeit, durch Hämatoxylin sich schwach zu färben; er sieht danach blasig aus; auf Flächenschnitten der Retina kann man ihn als rundliches oder mehr oder weniger polygonales Feld sehen. Nachdem sie die äußere reticuläre Schicht und äußere Körnerschicht passiert haben, erreichen die Radialfasern die Membrana limitans externa.

Die Area centralis wurde von CHIEVITZ (89, 91) unter den Amphibien bei den zwei untersuchten Urodelen, *Salamandra maculata* und *Triton punctatus* vermißt. Beim *Onychodactylus* konnte auch ich eine solche nicht nachweisen; dennoch scheint es mir sehr wünschenswert, in diesem interessanten Gebiet der Urodelen noch weitere Durchforschung auszuführen.

#### Der Sehnerv (Fig. 18, Taf. IV).

An dieser Stelle soll nur sein unmittelbares Verhältnis zum Augapfel und der feinere Bau besprochen werden; das Nähere über den

Ursprung und Verlauf desselben dürfte man bei der Nervenlehre erwähnt finden.

Sobald er den hinteren Pol des Bulbus erreicht, geht der Opticus durch das Foramen opticum der Sclera in jenen hinein. Weil dasselbe ziemlich eng ist, schnürt sich hier der Opticus ein, so daß die Nervenfasern nebeneinander dichter gedrängt sich anordnen. Wie schon angegeben, umgreifen die Ringfasern der Sclera das Foramen opticum; der Opticus berührt aber direkt den Rand des Foramen nicht, sondern ist davon durch mehrere Schichten der platten Pigmentzellen geschieden, welche die rückwärtige Fortsetzung der Chorioideasubstanz herstellen. Dann die Chorioidea durchgehend, quillt der Opticus sehr auf und zeigt in der Retinasubstanz eine lockere Faseranordnung. Jetzt kommt wieder eine Einsehnürung zustande, die ausschließlich von der inneren reticulären Schicht veranlaßt wird. Ausstrahlend setzt er sich endlich in die Nervenfaserschicht fort, wobei er in der Mitte der Eintrittsstelle eine nach der Binnenhöhle des Bulbus geöffnete Vertiefung aufweist.

Feinerer Bau. Der Opticus wird aus den Zellenstränge einschließenden Nervenfasermassen und seinen Hüllen aufgebaut. Die Nervenfasern sind äußerst fein, und alle verlaufen fast geradlinig. Der Zellstrang, der Rest des embryonalen Augensstieles, ist bei der alten Larve vor der Metamorphose sehr einfach gestaltet; er besteht im großen und ganzen nur aus nebeneinander liegenden Zellenreihen, welche miteinander sich fast berührend angeordnet sind und stets mehr oder weniger nach der dorsalen Seite des Opticus hin geneigt stehen. Weiter medial cerebralwärts zu gehen sie, allmählich auseinander weichend, ohne Unterbrechung und immer mehr dorsalwärts neigend, in zwei zwischen sich ein Lumen begrenzende Zellenlagen der Hirnsubstanz über, während distal gegen den Bulbus zu die Neigung besteht, nach und nach in den Centralteil des Opticus zu liegen. Anfangs cerebral stehen die Zellen mit ihrer Längsachse mit der des Opticus parallel, lateralwärts jedoch zeigen sie keine regelmäßige Richtung und Anordnung. Bei erwachsenen Tieren kommen mehrere Zellstränge vor, was auch von STUDNICKA (96, 98) bei der erwachsenen *Salamandra maculata* festgestellt wurde. Die Opticusfasern umhüllen die Zellstränge ringsum gleichmäßig und dringen zwischen die einzelnen Stränge ein. Die Längsachse der Zellen steht hier stets zu denen des Opticus senkrecht. Cerebralwärts weichen die Zellstränge ebenfalls dorsalwärts ab. Während STUDNICKA die Ausdehnung des Zellstranges durch die ganze Opticuslänge als nicht wahrscheinlich

annimmt, möchte ich das bei meinen Präparaten für wahrscheinlich halten.

Die Opticusscheide umhüllt, wie bei manchen Urodelen, nur einfach die Oberfläche des Nerven, und nie dringt sie in den Opticus ein. An ihr kann man drei Schichten unterscheiden, welche alle von den Hirnhäuten ableitbar sind.

Heutzutage bestehen jedoch über die Benennung der Hirnhäute bei Amphibien noch einige Meinungsverschiedenheiten, indem nach gewissen Autoren die Arachnoidea bei Amphibien noch nicht differenziert ist, während andre Autoren die Existenz einer solchen mit Recht annehmen. Ich bin nicht in so glücklicher Lage, diese interessante Frage mit Sicherheit entscheiden zu können, jedoch geneigt, statt der Arachnoidea ein neurales oder viscerales Blatt der Dura anzunehmen, weil dies bei unserm Tiere stark ausgebildet, eine starke Bindegewebshaut darstellt. Die innerste Schicht der Opticusscheide ist die direkte Fortsetzung der Pia (primären Gefäßhaut), sie umhüllt schon in der Schädelhöhle den Opticus und erweist sich als eine äußerst dünne, stark abgeplattete Kerne führende Membran. Die zweite Schicht ist, wie eben bemerkt, das derbe neurale Blatt der Dura, welches sich, längliche Kerne einschließend, durch Eosin hellrot färbt. Die äußerste Schicht empfängt der Opticus erst bei dem Heraustreten aus der Schädelhöhle, und sie stammt aus dem Periost oder Perichondrium der harten Schädelwandung, ist sehr dick, etwas locker und arm an Kernen; sie behält einen innigen Zusammenhang mit der Bindegewebslage der in der Umgebung befindlichen Nerven, Blutgefäße und Muskeln. Zwischen den dreierlei Schichten befinden sich stets mehr oder weniger ausgeprägte Hohlräume, die von denen in der Schädelhöhle abgeleitet werden können.

## 5. Linse und Glaskörper.

### a. Die Linse.

Von alters her ist die Linse der Amphibien ausschließlich als ein kugeliges Gebilde beschrieben worden; RABL (98) sagt allerdings: »Die Linse der Amphibien ist nicht nur nicht kugelig, sondern sie zeigt sogar stets einen sehr auffallenden Unterschied zwischen Vorder- und Hinterfläche. Die vordere Fläche ist stets weniger stark gewölbt, besitzt also einen größeren Krümmungsradius, als die hintere. Dieser Unterschied ist bei den Anuren bedeutender als bei den Urodelen. — Der Äquator ist überall deutlich markiert, deutlicher allerdings bei den Anuren als bei den Urodelen.« Dabei fügt er noch hinzu, daß die Linsenform von der Fixierungsweise sehr verschieden abhängig sei.

Bei unserm Tier ist die Linsenachse viel kürzer als der Äquatordurchmesser, während die Krümmung der vorderen und hinteren Linsenfläche fast dieselbe bleibt, nur an der hinteren ein wenig stärker. Dieses Verhalten ist sowohl an den Schnittpräparaten als auch an den extirpierten Linsen leicht zu ersehen.

Die Indices der *Onychodactylus*-Linsen, welche mit Formol fixiert sind, gebe ich folgendermaßen an:

Präparat	Linsenachse	Äquatorialdurchmesser	Index
a.	2,1	2,7	1,29
b.	2,0	2,8	1,40
c.	1,9	2,5	1,32
d.	1,8	2,3	1,28
e.	1,8	2,1	1,17
f.	1,8	2,3	1,28
g.	1,9	2,2	1,16
Mittelzahl:	1,9	2,4	1,27

Die Linsenkapsel ist eine starke, durchsichtige, homogene, glänzende Membran, deren Dicke auf der vorderen Fläche am dicksten ist, und zwar ungefähr  $4\mu$  mißt, während sie nach hinten allmählich dünner wird, so daß sie auf der Hinterfläche am dünnsten ist und nur die Hälfte bis ein Drittel der vorderen beträgt.

Das Linsenepithel bekleidet ausschließlich die vordere Linsenfläche und besteht aus niedrigen, einschichtigen kubischen Zellen. Nach RABL (98) »sind die Zellkerne bei *Salamandra maculata* in sehr auffallender Weise gelappt. In der Mitte der Vorderfläche war diese Lappung undeutlich oder fehlt vielleicht ganz; bald aber trat sie deutlich zutage, und am Äquator und den meridionalen Reihen war sie so deutlich, wie sie auf den Tafelfiguren zu sehen ist. Die Präparate waren mit Pikrinsäure-Sublimat oder mit FLEMMINGScher Flüssigkeit fixiert; es kann also wohl ausgeschlossen werden, daß die Lappung ihren Grund in der Art der Fixierung habe. Eine Andeutung einer Lappung war auch bei *Triton* am Äquator der Linse zu sehen.« An mit Formol fixierten Präparaten finde ich beim *Onychodactylus* bald so hochgradige Lappung, wie RABL sah, bald nichts als die unregelmäßig rundlichen oder polygonalen Kerne, welche der Form des Zelleibes selbst sich anpassen. Letztere Form kommt auch an mit ZENKERScher Flüssigkeit fixierten Schnittpräparaten des Tieres vor der Metamorphose vor. Es wäre damit die Vermutung gerechtfertigt, daß die polygonale Form des Kernes in dem gleichförmigen Zelleib eine normale

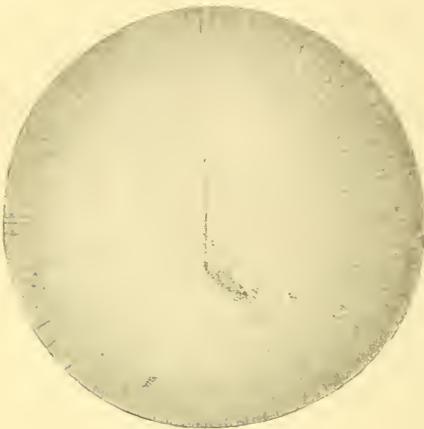
und jene Lappung Kunstprodukt sei; diese interessante Frage zu lösen, bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

Was die Linsenfasern anbetrifft, so bestehen sie wie für gewöhnlich aus Central- und Übergangsfasern, welche den Linsenkern ausmachen, und aus Hauptfasern, aus welchen der wesentliche Rindenteil hergestellt wird. Auf Querschnitten weisen die Hauptfasern eine abgeplattete, mehreckige Form auf und sind miteinander durch die gezähnelten Ränder verbunden. Am Äquator, wo das Linsenepithel allmählich in die Linsenfaser übergeht, schwellen die kernführenden Teile der letzteren öfters auffallend stark an und schließen um die Kerne feine Körner ein. Diese Anschwellungen erreichen auffallend häufig einen hohen Grad; sie sind so stark aufgetrieben, daß die benachbarten Fasern, damit Seitendruck erleidend, sich wellenförmig biegen. Vermutlich sind sie ein Kunstprodukt oder die Erscheinung des Kernschwundes von RABL. Die Anschwellung betrifft aber nie die Breite der Linsenfasern.

Schließlich möchte ich auf die Linsennaht zu sprechen kommen. RABL (98), der sie bei *Siredon pisciformis*, *Triton cristatus*, *Salamandra maculata*, *Rana fusca*, *Hyla arborea* und *Bufo variabilis* untersucht hatte, sagt: »Wie schon lange bekannt, besitzt die Amphibienlinse vorn und hinten eine kurze lineare Naht. Wie bei den Selachiern steht die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal. In den Fällen, in denen die Nähte so deutlich waren, daß ich sie messen konnte, betrug ihre Länge ungefähr den vierten Teil des Äquatordurchmessers; sie sind also relativ kürzer als bei den Selachiern; manchmal sind sie sehr schwer oder selbst gar nicht sichtbar; aber auch in diesen Fällen läßt sich ihre Existenz aus der Spaltrichtung der Linse mit Sicherheit erschließen. Nur bei *Triton* habe ich sie, mit Ausnahme eines einzigen Falles, stets vermißt, und zwar sowohl bei der Larve wie beim erwachsenen Tiere; hier läßt sich auch aus dem Faserverlauf schließen, daß eine Naht fehlt.«

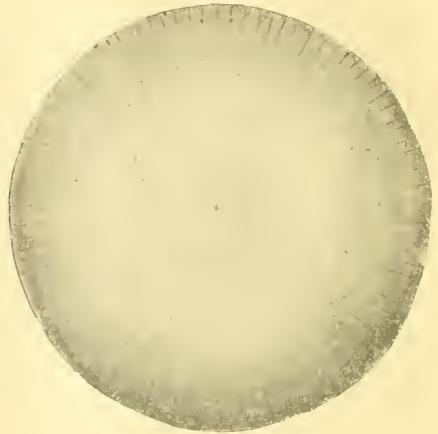
Besonders will ich hier hervorheben, daß die Linsennaht beim *Onychodactylus* eine bemerkbare Eigentümlichkeit darbietet. Sie verhält sich an der vorderen und hinteren Fläche nicht gleichartig, sondern weist eine beachtenswerte Verschiedenheit auf, indem in allen Fällen die vordere Fläche eine lineare Naht trägt, während auf der hinteren Fläche keine solche aufzufinden ist, vielmehr nur ein einfacher Punkt, wie Textfig. 5 und 6 zeigen; davon kann man sich dadurch leicht überzeugen, daß man die Linse auf dem Pol, den vorderen Pol oben, den hinteren unten, in das Uhrglas einlegt und unter schwacher

Vergrößerung betrachtet; bei hoher Einstellung sieht man an der vorderen Linsenfläche eine lineare Naht, bei tiefer Einstellung am hinteren Pol nur einen Punkt. Solches Verhalten findet sich meines Wissens bei keinem andern Tiere konstatiert. Wie es für gewöhnlich bei manchen Fischen, Amphibien und Reptilien der Fall ist, steht die vordere Naht stets vertikal. Auf Grund dieser Tatsachen fällt es jedem leicht auf, daß in der *Onychodactylus*-Linse einige Besonderheiten bestehen. Seither sind die Linsenfasern auf gleich tiefer



Textfig. 5.

Linse, vordere Fläche; senkrechte Nahtlinie  
erkennbar.



Textfig. 6.

Linse, hintere Fläche.

Schicht stets als fast gleich lang angenommen; dies ist jedoch bei unserm Tiere nicht der Fall. Indem sie vorn von der linearen Naht ausgehen und hinten nur an einem Punkt sich ansetzen, kann man leicht begreifen, daß die aus dem Endteil der Nahtlinie entspringenden Fasern sehr viel kürzer sind, als die nahe der Mitte der Naht ausgehenden; daher sind die von der Mitte der Naht entspringenden am längsten, die an dem Ende der Naht entspringenden am kürzesten. Dabei ist aber im Auge zu behalten, daß die nahe dem Nahtende ausgehenden Fasern nicht rein gerade Richtung einschlagen, sondern leicht bogenförmig gebogen, mit Konkavität gegen die entgegengesetzte Linsenhälfte gerichtet, was freilich auf die Länge der Fasern einen minimalen Einfluß ausübt. Diese Biegung allein wird auf der hinteren Linsenfläche allmählich undeutlich, um schließlich völlig zu verschwinden, und hier kommt nun ein zierliches Strahlenbild zustande. Ferner ist zu beachten, daß die Breite der Fasern, die freilich auch an der Äquatorial-

gend am breitesten sind, an ihrem hinteren wie vorderen Ende nicht die gleiche ist, wie dies bei andern Tieren beobachtet wird, sondern am vorderen Ende viel breiter als am hinteren, indem einerseits Fasern an einer langen Nahtlinie sich ansetzen, während sie sich andererseits an einem Punkt sammeln. — Damit kann man beim *Onychodactylus* wohl von einem neuen Typus der Linse sprechen.

### b. Der Glaskörper (*Gl.*)

Dieser erfüllt den engen Binnenraum des Auges, der von der Linse hinten-lateral gelegen ist, und erweist sich als ein Becher, der sich vorn öffnet und mit seiner Basis nach hinten gerichtet ist. Seine vordere vertiefte Fläche, welche als Fossa hyaloidea bezeichnet wird, empfängt die Linse. Seine Substanz, die ich bei alten Larven besonders deutlich erkennen konnte, besteht durchweg aus vielfachen Durchflechtungen von feinen Fasern und weist ein feines Maschenwerk auf. Abgesehen von derartigem Fasermaschenwerke, wie es RETZIUS (94) beim Frosche sah, sind noch andre, mehr grobe, von der Ora optica nach hinten-medial ziehende, relativ geradlinige Fasern zu erkennen. An fixierten Präparaten sieht man reichliche feine Körner, welche, wie auch RETZIUS bemerkte, als »gekörnte Fasern« wesentlich dicht an den Fasern und niemals frei in den Maschenräumen liegen.

### c. Das Strahlenbändchen (*Zon.*)

Zahlreiche, ziemlich starke Fasern, welche aus der freien Oberfläche des Cylinderepithels der Pars ciliaris retinae und zum kleinsten Teil aus dem ciliaren Ende des M. protractor lentis ausgehen. Wie O. SCHULZE (00) bemerkt, entspringt es anfangs mit mehreren feinen Zonulafibrillen, bald vereinigen sich diese zu größeren Fasern, die, nachdem sie nach medial-hinten gezogen sind, an der Linsenkapsel der Äquatorgegend haften, wobei sie die Neigung aufweisen, sich wieder in feinere Fibrillen aufzulösen. Überall ist die Verlaufsrichtung der Fasern nicht eine gleichartige, sondern mannigfaltig, so daß die vordersten Fasern eine weniger schiefe Richtung einschlagen, als die hinteren, d. h. das ciliare Ursprungsgebiet viel weniger umfangreich ist als das Ansatzgebiet. Daraus erhellt natürlich, daß jedes Spatium zonulare gegen die Linse hin breiter ist als gegen den ciliaren Teil. Wie beim Glaskörper sind auch hier reichliche geronnene Körner, die an Größe und Form unbestimmt sind, den Fasern aufgelagert und bilden dadurch zierliche gekörnte Fasern. Durch Collaterale verbinden sich häufig die Fasern miteinander. In den Spatia zonularia

sah ich keine eigentümliche Durchflechtung der feineren Fasern, was an dem Glaskörper der Fall ist.

## 6. Neben- und Hilfsorgane des Auges.

### a. Die Augenlider und die Bindehaut.

Das obere Lid ist viel stärker ausgebildet wie das untere, so daß es, eine relativ dünne, lange Falte bildend, beträchtlich tief herabsteigt und die größte Fläche der Hornhaut überdeckt. Auf dem senkrechten Schnitt sieht es keulenförmig aus. Sein feinerer Bau ähnelt im großen und ganzen dem der äußeren Haut. Zuerst kommt das geschichtete Plattenepithel, dann die platte Schicht der Pigmentzellen, welche dort, wo die Hautdrüsen aufgetreten sind, dieselben vielfach umspinnen. Das subepitheliale Gewebe wird aus derbem Bindegewebe hergestellt und nimmt gegen den freien Lidrand zu allmählich an Dicke ab, um endlich dort zu verschwinden; damit ist leicht zu ersehen, daß am freien Rande die ganze Dicke des Lides durchaus vom Epithel eingenommen ist. Nun beginnt das letztere plötzlich seine Beschaffenheit umzuwandeln, indem es erst die einschichtigen niedrigen, sodann die cylindrischen Zellen aufweist. Zwischen diesen Cylinderzellen der Bindehaut befinden sich die sog. Becherzellen und Basalzellen mit unregelmäßigen Kernen. Das subepitheliale Gewebe der Conjunctiva ist nahe am freien Lidrande dem der äußeren Haut gleich, und erst von der Mittelhöhe des Lides ab gewinnt es seine eignen lockeren Bindegewebszüge. Am Fornix wird das Epithel wieder platt und geht allmählich in das geschichtete Plattenepithel der Hornhaut über. PFITZNER (96) sah bei den Fischen und Amphibien vor, in und nach der Metamorphose einen Cuticularsaum am Fornix conjunctivae; seiner Meinung nach sind die blasigen Zellen, welche seither als Schleim- oder Becherzellen bezeichnet sind, mit den Becherzellen des Respirations- wie Darmsystems nicht gleichwertig, sondern nach ihrer genetischen Beschaffenheit und Lagerung, da sie aus Ectoderm herkommen, »müssen wir sie einfach als die ‚LEYDIGSchen Zellen der Conjunctiva‘ bezeichnen«. ISHIKURO (03) äußert von verschiedenen Tieren (Mensch, Katze, Kaninchen, Schwein, Pferd, Meerschweinchen, Maus, Frosch und Fisch) folgendes: »Die Drüsenzellen der Conjunctiva liegen zum Teil im Innern des Epithels, zum Teil öffnen sie sich in der Oberfläche. Sie sind den Schleimzellen der Drüsen Schleimhaut ähnlich, aber nicht mit ihnen identisch.« Wohl mit Recht unterscheide auch ich die blasigen Zellen der Conjunctiva von den eigentlichen Schleim-(Becher-)zellen.

Das untere Lid ist kurz und dick, sieht auf dem senkrechten Schnitt dreieckig aus, mit der Spitze nach dorsal-vorn gerichtet. Was seinen Bau anbetrifft, so stimmt es im großen und ganzen mit dem des oberen Lides überein. Nur besteht ein leichter Unterschied darin, daß die Epithelschicht der äußeren Haut am oberen Lid im Bereich des mehr abgerundeten freien Randes sehr dick ist, während es am unteren Lid der Zuspitzung des Lidrandes entsprechend äußerst dünn ausgeprägt ist. Auf der äußeren Fläche trägt das untere Lid eine seichte, horizontale Furche, die, wie schon angeführt, die untere Grenze der Nickhaut andeutet; unterhalb dieser Querfurche, unweit von der inneren Lidkante, befinden sich zwei nebeneinander liegende Löcherchen, welche in das Tränenkanälchen führen. Das untere Lid enthält außerdem den größten Teil der Augendrüse.

#### b. Die Augendrüse.

»Tränendrüse und HARDERSche Drüse sind« nach SARDEMANN (84) »ursprünglich gleichartige Bildungen nach der genetischen und histologischen Seite, d. h. sie bilden ein noch indifferentes Drüsenstratum, welches dem Ectoderm, beziehungsweise dem Conjunctivalepithel entstammt, sie sind also in letzter Instanz modifizierte, d. h. in bestimmter physiologischer Richtung umgewandelte Integumentaldrüsen. — In ihrer niedrigsten, ursprünglichsten Form tritt uns eine Augendrüse, entgegen bei Tritonen; hier handelt es sich um einen der ganzen Länge des unteren Augenlides folgenden bandartigen Körper. Derselbe beginnt sich schon vom Salamander ab zu differenzieren und teilt sich erst bei den Reptilien in eine an der vorderen (inneren) Lidkante befindliche HARDERSche oder Nickhautdrüse und in eine an der hinteren (äußeren) Lidkante liegende Tränendrüse, indem sich die Tränendrüse niemals differenzieren kann.« Auf den Bau der Augendrüse der Urodelen zu sprechen kommt PIERSOL (87): »Wie schon bei den Anuren erwähnt, kommt auch hier eine zweite, viel spärlicher verteilte Art von Zellen vor. Diese liegen zwischen den Drüsenzellen in einem mehr oder weniger deutlichen Raum; das zum Kern gehörige Protoplasma ist sehr zart und durchsichtig, so daß man es nicht selten erst nach der sorgfältigsten Beobachtung wahrnehmen kann. Besonders nach einem Studium bei *Salamandra maculata* halte ich diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach für Wanderzellen. Sie liegen häufig zwischen den Drüsenzellen schlank und in die Länge gequetscht.« Dann beschreibt PETERS (90) das bei den meisten Tieren vorkommende deutliche Unterscheidungsmerkmal zwischen der Tränendrüse und der HARDER-

sehen Drüse. »Der wechselnden Größe des Acinus entsprechend finden wir auf Querschnitten engere und weitere Lumina, niemals jedoch so enge wie bei der Tränendrüse. Der Membrana propria der letzteren sitzen die pyramidenförmigen Zellen derart auf, daß überall nur ein feines, centrales Lumen vorhanden ist.«

Bei unserm Tiere stellt die Augendrüse (*A.D* Fig. 4) eine beträchtliche weißliche Masse dar, welche, vorn-unten vom Augapfel liegend, teilweise in die Substanz des unteren Lides hineindringt. Man kann sie sich als eine dreiseitige Pyramide mit zwei Spitzen vorstellen, deren Basis ventral, deren Spitze am freien Rand des unteren Lides liegt. Der Konvexität des Bulbus entsprechend ist die Drüse in ihrer ganzen Länge bogenförmig gekrümmt, so daß ihre eine ausgehöhlte Fläche damit der Conjunctivafläche parallel steht.

Feinerer Bau. Aus zahlreichen Schläuchen aufgebaut, trägt die Augendrüse eine sehr derbe bindegewebige Hülle, welche zwischen den einzelnen Schläuchen feine, die kleinen Blutgefäße führende Scheidewände abgibt. Das Kaliber des einzelnen Schlauches, der ein sehr weites Lumen zeigt, beträgt etwa 0,05 mm. Das auskleidende Epithel ist einschichtiges Cylinderepithel, dessen Zellen meist nahe der Membrana propria länglich-runde Kerne einschließen; bisweilen sieht man dieselben in der Mittelhöhe oder mehr gegen das Lumen zu genähert liegen. Der Zelleib enthält reichliche Körner, Secretkugeln, welche bei genauerer Beobachtung als große Tropfen sich erweisen und öfters nach außen ausgestoßen sind. Viel größer sind Secretkugeln in der gegen das Lumen genäherten Abteilung des Zelleibes als in der basalen, worin hauptsächlich das fein granuliert Protoplasma sich befindet. Zwischen den Cylinderzellen liegen mit geringer Protoplasmanasse umschlossene Kerne, welche auch ich wohl für Wanderzellen halten möchte, wie dies PIERSOL beim Salamander betont. Die Membrana propria ist dünn, aber stark und führt längliche Kerne.

Wohl ausgebildete Ausführungsgänge kann man nicht auffinden, sie sind durch zahlreiche cryptenartige Röhren vertreten, welche auf der freien inneren Oberfläche des unteren Lides, von seinem Rande etwa 0,2—0,3 mm entfernt, sich öffnen. Ihre Ausmündungsstelle ist stets etwas verengt; infolgedessen nimmt auch die Höhe der auskleidenden Zellen sehr ab. Häufig trifft man schon in diesem cryptenartigen Schlauchteil blasige Zellen an.

Daraus erhellt, daß die Augendrüse von *Onychodactylus* der niedrigsten ursprünglichsten Form der Tritonen nach SARDEMANN

entspricht und in bezug auf ihren Bau der HARDERSchen Drüse näher steht, als der Tränendrüse.

### c. Der Tränennasengang.

Nach BORN (76) mündet der Tränennasengang bei den Urodelen zweigeteilt im inneren Augenwinkel, bei den Anuren am freien Rande des unteren Lides aus. PIERSOL (87) fand, daß bei jungen *Rana*, *Bufo* und *Bombinator*, welche ihre Metamorphose kürzlich durchgemacht hatten, der Tränenkanal an der äußeren freien Hautfläche ausmündet, und zwar oft ziemlich weit von dem Rande des Lides entfernt. Mit dem weiteren Wachstum dieser Gegend wird die Mündungsstelle des Kanals aufwärts gezogen, bis sie endlich am freien Rande des Lides liegt.

Beim *Onychodactylus* geht der Ductus nasolacrymalis (*D.n.l* Fig. 1—4) mit zwei feinen nebeneinander gelegenen Löcherchen aus, welche sich auf der äußeren Fläche des unteren Lides, unweit von dessen medialer Lidkante, unterhalb der horizontalen Querfurche befinden, wie dieses Verhalten BORN (l. c.) bei andern Urodelen, PIERSOL (l. c.) bei den jungen Anuren konstatiert hatten. Die Öffnungen sind rundlich, trichterförmig, schauen nach vorn-dorsal; sie werden von reichlichen Pigmentzellen der äußeren Haut umgeben, so daß sie mit der Lupe sich als pigmentfreie, helle Area leicht erkennen lassen. Jedes Löchelchen besitzt einen Durchmesser von etwa 0,1 mm, während der Abstand zwischen den beiden nur 0,06 mm beträgt. Von hier aus ziehen zwei fast geradlinige Tränenkanälchen, die etwa 0,05 mm dick sind, stets parallel nach vorn, sich ein wenig medialwärts neigend. Sie sind zuerst direkt unter der äußeren Haut liegend von außen nach innen etwas abgeflacht, alsdann werden sie aber tiefer. Nachdem sie durch den dorsal geöffneten Halbkanal auf der dorsalen Fläche des Präfrontale gelaufen sind, passieren sie in den Vollkanal des letzteren, worin sie sich früher oder später zu einem gemeinsamen Rohr vereinigen, das dorsoventral ein wenig abgeplattet aussieht. Jetzt läuft dasselbe in den ventral geöffneten Halbkanal des Präfrontale, um wieder, nachdem es über die Dorsalfläche des Nasenknorpels gegliitten ist, in die laterale Abteilung der Nasenhöhle unmittelbar vorn vom Organon vomeronasale auszumünden.

Wie in der Regel, besteht der Tränennasengang aus drei Schichten. Die auskleidenden Cylinderzellen besitzen eine etwas ausgebreitete freie Fläche und weisen feine Granulation auf; der Kern ist von ellipsoider Form und liegt gegen die Zellbasis zu genähert. Was den Flimmerbesatz der Zellen anbetrifft, so wird folgendes von PIERSOL (87)

festgestellt: Bei Urodelen ist die Ausbreitung des Flimmerepithels eine beschränkte, weil es nur in der Nähe der Nase zu sehen ist. Diese Beschränkung ist bei unserm Tiere noch bedeutender, so daß der Tränennasengang in der Nasenhöhle keinen Flimmerbesatz aufweist.

Außer den Basalzellen, welche, zwischen den Cylinderzellen sich befindend, unregelmäßige Kerne führen, ist noch eine andre Art von Zellen zu beachten; es sind die durch Hämatoxylin stark sich färbenden rundlichen Kerne mit geringem Protoplasma, welche dieselbe Beschaffenheit wie die der Augendrüse haben; ich halte sie demnach ebenfalls ohne Zögern für Wanderzellen. Unter dem Epithel kommt eine nicht starke, ringförmige Bindegewebslage, Lamina propria. Dann folgt eine starke longitudinale bindegewebige Schicht, welche sich von dem Stratum compactum des Augenlides und der äußeren Haut fortsetzt und die Kanälchen umgibt. Um diese sammeln sich, besonders an der dorsalen Seite, die nach der äußeren Haut hin gerichtet ist, und alsdann an der medialen wie lateralen Seite, Pigmentzellen sehr stark an und umspinnen mit ihren Fortsätzen, einander durchflechtend, die Tränenkanälchen. An der ventralen Seite sind die Pigmentelemente sehr arm, fehlen fast vollständig. Es kann nicht unterlassen werden, zu bemerken, daß die Pigmentzellen hier eine eigentümliche Natur bekommen, sich viel feiner aufzulösen, als irgendwo anders. Im Knochenkanal des Präfrontale nimmt die Bindegewebsmasse an Stärke und Mächtigkeit sehr ab, und dementsprechend wird auch das Umspinnen der Pigmentzellen viel kärglicher.

#### d. Die Augenmuskeln.

Wegen ihrer bedeutenden Feinheit können die Augenmuskeln nur mit großer Schwierigkeit untersucht werden. Um die unvollständige makroskopische Präparation zu ersetzen, verfolgte ich mehrere Schnittserien und konnte damit zu folgendem Ergebnis gelangen. Wie es für gewöhnlich bei andern Amphibien der Fall ist, so lassen sich hier ebenfalls sieben Muskeln mit voller Deutlichkeit erkennen. Es sind:

- 1) M. rectus superior,
- 2) M. rectus inferior,
- 3) M. rectus medialis,
- 4) M. rectus lateralis,
- 5) M. obliquus superior,
- 6) M. obliquus inferior,
- 7) M. retractor bulbi.

*M. rectus superior* geht als ein kleiner Muskel von der lateralen Fläche des Alisphenoideum unweit vom Foramen opticum aus. Zuerst bildet er ein kleines, cylindrisches Bündel und steigt entlang der hinteren Seite des Opticus auf, dann zieht er, den *M. levator bulbi* durchbohrend, nach vorn-lateral und strahlt in der Form eines halb geöffneten Fächers aus, wobei er dünn und platt wird. Er setzt sich an der hinteren, medialen Seite der oberen Fläche des Bulbus in der Äquatorgegend an.

*M. rectus inferior* entspringt mit dem Ursprung des vorigen Muskels ineinander greifend ebenfalls an der lateralen Fläche des Alisphenoideum und durchsetzt den *Levator bulbi*. Mit seinem medialen Rande an den ventralen des *Rectus medialis* anstoßend, liegt er anfangs an der medialen Seite des *Retractor bulbi*, dann kommt er ventral von letzterem und weiter vorwärts ziehend endlich davon lateral, so daß beide Muskeln einander kreuzen, um endlich an der ventralen Seite der Äquatorgegend sich anzusetzen. Er ist ein kleiner Muskel.

*M. rectus medialis* entspringt mit dem vorigen gemeinsam. Sein anfangs relativ dicker Bauch wird vorwärts ziehend allmählich schwächtigt. Dicht dem Augapfel anliegend, liegt er dem *Retractor bulbi* auf. Im medialen Gebiet der Äquatorgegend haftet er sich an der Sclera an.

*M. rectus lateralis* besitzt einen gemeinsamen Ursprung mit dem *Retractor bulbi*. Bald trennt er sich vom lateralen Rande des letzteren ab und, nachdem er lateral davon nach außen-vorn gelaufen ist, inseriert er an der lateralen Seite des Augapfels.

*M. obliquus superior* nimmt seine Lage schief auf der oberen Fläche des Bulbus ein. An der lateralen Fläche des vorderen Orbitosphenoideanteiles, unweit seines Unterrandes ausgehend, durchsetzt er den *Levator bulbi* und wird zu einem dicken Bündel. Sein weiterer Verlauf ist verhältnismäßig steil, da er entlang der vorderen medialen Fläche des Augapfels schief aufsteigt. Dann bekommt er eine platte Form und zieht nach hinten-außen-oben, um endlich am mittleren medialen Gebiet der oberen Augenfläche zu inserieren.

*M. obliquus inferior* hat dieselbe Richtung wie der vorige. Er geht mit starkem Bündel aus dem Orbitosphenoide an den Ursprung des vorigen dicht anstoßend aus, und, nachdem er den *Levator bulbi* durchsetzt hat, nach hinten-lateral und etwas unten ziehend, als ein allmählich platter werdendes Bündel, findet er seinen Ansatz an der ventralen Augenfläche.

*M. retractor bulbi* (*Ret.bul.*). Dieser erweist sich als eine auffallend voluminöse Muskelmasse, deren Ansatzteil unterhalb des Augapfels von den *Rectus inferior*, *medialis* und *lateralis* von ventral her bedeckt wird, während der hintere größere Anteil außerhalb der Orbita vorgeschoben liegt und dessen starker Bauch die beträchtliche Fläche des *Parasphenoideum* bedeckt. Zuerst nimmt er mit äußerst starkem Bündel seinen Ursprung an der hinteren Unterfläche des *Parasphenoideum*, wobei die beiderseitigen sich in der Medianlinie miteinander berühren. Vorwärts verlaufend, weicht er mehr lateral ab. In der Augenhöhle wird der *Levator bulbi* von ihm durchsetzt. Den *Opticus* von unten und beiderseits halbbröhrenförmig umgreifend, setzt er sich schließlich an dem größeren Teil der ventralen, medialen wie lateralen Fläche der hinteren Bulbushälfte an. Betrachtet man den Schädel, dessen Weichteile (Gaumenschleimhaut u. a.) entfernt sind, von ventral her, so erkennt man den *Retractor* als beiderseitige auffallend große Wülste an der Schädelbasis. Er berührt mit seinem Hinterrande direkt den Ursprung der hypoaxonischen Muskulatur. Ich war nicht in so glücklicher Lage, eine Portioneneinteilung des Muskels mit voller Sicherheit feststellen zu können; dennoch scheint mir eine solche sicherlich vorhanden zu sein, indem der verschiedenartige Faserverlauf schon auf den Schnittpräparaten deutlich zu ersehen war.

Bezüglich der Innervation der Augenmuskeln beschränke ich mich hier nur auf die kurze Angabe der Befunde, welche ich bei der Durchforschung der Augenmuskeln kennen gelernt habe. Das Nähere desselben hoffe ich in der ein andres Mal mitzuteilenden Nervenlehre genauer schildern zu können.

Der *M. rectus medialis*, *inferior* und *obliquus inferior* werden durch den *Oculomotorius* innerviert, welcher in seinem Verlauf ein kleines mikroskopisches Ganglion *oculomotorii s. ciliare* trägt; dasselbe ist klein, da es nur aus wenigen Ganglienzellen aufgebaut wird. Der *Abducens* versorgt den *M. retractor bulbi* und *M. rectus lateralis*. Erwähnt sei noch mit einigen Worten, daß der *Abducens* einen merkwürdigen Verlauf insofern zeigt, als der *Retractor* bei diesem Tier auffallend voluminös entwickelt ist; er verläßt die Schädelhöhle durch eine Zwischenspalte, die zwischen *Parasphenoideum* und Knorpelteil (*Alisphenoid*) vor und unter der Ohrkapsel zustande kommt, durchsetzt also nicht die Substanz der Schädelwand; er biegt abwärts und erreicht bald den *Retractor*.

## 7. Augenhöhle.

Wenn hier die Orbita in Betracht gezogen wird, so ist Wiederholung unvermeidlich, da ich diesbezüglich schon in der Knochenlehre (08) eine kurze Bemerkung gemacht hatte.

Einen großen ovalen, mit seiner Längsachse caudo-rostral gelegenen Raum aufweisend, wird die Orbita vorn von der Nasoethmoidal-region, medial vom Orbitosphenoideum und Alisphenoideum, hinten vom Pterygoideum und endlich außen vom vorderen Fortsatz des letzteren und dem Maxillare begrenzt; die mediale Begrenzung ist am höchsten, während die laterale sich als die niedrigste erweist. Oben ist die Orbita ohne Decke und damit liegt der Augapfel unmittelbar unter der äußeren Haut. Dagegen besteht die untere Wand aus einer sehr derben bindegewebigen, muskulösen Haut, *Membrana orbitotemporalis*. Die Augenschläfenhöhle, welche im weiteren Sinne als Orbita bezeichnet wird, läßt sich in zwei Abteilungen unterscheiden, von denen die vordere, viel größere, die eigentliche Augenhöhle, die hintere, kleinere, die Schläfenhöhle vorstellt. Dieselbe wird vollauf von dem *M. temporalis* ausgefüllt, welcher sich weiter ventralwärts mit dem *Retractor bulbi* kreuzt. Die Grenze jener beiden Abteilungen bildet die die vordere Fläche des *M. temporalis* auskleidende Fascie. In der Orbita im engeren Sinne befinden sich der Augapfel, die Augendrüse, Augenmuskeln und Nerven und Blutgefäße.

### Die *Membrana orbitotemporalis*.

Diese hat folgenden Ursprung: Vorn am Nasenknorpel, medial hoch an der Hautleiste, welche durch den hervorspringenden Augapfel an der äußeren Haut zustande kommt, hinten am Pterygoideum und endlich außen-vorn am Maxillare, außen-hinten am vorderen Pterygoideumfortsatz. Sie bildet am Boden der Augenschläfenhöhle ein diese von der Mundhöhle abscheidendes Diaphragma. In ihr ist auch zum Teil der *Levator bulbi* aufgetreten, der aber nicht überall gleichmäßig verbreitet ist.

### Der *M. levator bulbi*.

Eine dünne Muskelschicht (*Lev.bul*), welche der *Membrana orbitotemporalis* entsprechend ventralwärts gewölbt ist; sie ist am medial-hinteren größeren Teil der *Membrana* gut ausgebildet, während sie an deren lateral-vorderem kleineren Teil völlig fehlt. Wie schon bemerkt,

wird sie durch die Gehirnnerven, Augenmuskeln und Blutgefäße vielfach durchsetzt.

Kyoto, Februar 1909.

### Literaturverzeichnis.

Das Verzeichnis enthält nicht alle Mitteilungen, auf welche ich bei dieser Arbeit eingehen konnte, sondern ist bloß auf die im Text zitierten beschränkt.

1. G. ALEXANDER, Über Entwicklung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. d. kgl. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXX. Wien 1900.
2. — Zur Frage der phylogenetischen, vicariierenden Ausbildung der Sinnesorgane (*Talpa europaea* und *Spalax typhlus*). Zeitschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg. Bd. XXXVIII. 1905.
3. A. ANGELUCCI, Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Archiv für Anat. und Physiol. Phys. Abt. 1878.
4. — Über Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
5. W. ANTON, Beitrag zur Morphologie des JACOBSONSchen Organs und der Nasenhöhle der Cryptobranchiaten. Morph. Jahrb. Bd. XXXVIII. 1908.
6. A. AYERS, The macula neglecta again. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.
7. T. BEER, Die Accommodation des Auges bei Amphibien. Arch. f. gesamt. Phys. Bd. LXXIII. 1898.
8. J. BLAUE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des N. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1884.
9. J. S. BODEN und T. C. SPRAWSON, The pigment cells of the Retina. Quart. Journ. of the microsc. sc. N. S., N. C., XXXI (Vol. XXXIII). 1892.
10. G. BORN, Über die Nasenhöhle und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
11. H. L. BRUNER, Ein neuer Muskelapparat zum Schließen und Öffnen der Nasenhöhle bei den Salamandriden. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1896.
12. — Description of new facial Muscles in Anura, with new Observations on the Nasal Muscles of Salamandridae. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
13. — The Smooth Facial Muscles of Anura and Salamandrina. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1902.
14. R. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
15. S. R. Y CAJAL, La rétine des vertébrés. La Cellula. T. IX. 1893.
16. T. H. CHEVITZ, Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl.-Bd. 1889.

17. T. H. CHIEVITZ, Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1891.
18. D. DEITERS, Über das innere Gehörorgan der Amphibien. REICHERT und DU BOIS REYMONDS Arch. 1862.
19. J. DISSE, Riechnerv und Riechschleimhaut bei den Wirbeltieren. I. Ergeb. d. Anat. u. Entw. Bd. X. 1900.
20. — Riechnerv und Riechschleimhaut bei den Wirbeltieren. II. Ebendasselbst. Bd. XI. 1901.
21. A. DOGIEL, Über die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.
22. — Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.
23. — Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Ebendas. Bd. XXIX.
24. — Über das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Anat. Anz. 1888.
25. — Über die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
26. EHRLICH, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschr. Nr. 4. 1886.
27. C. FABER, Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbeltiere. Gekrönte Preisschr. Leipzig. Ref. in HOFFMANN und SCHWALBES Jahresber. (78). 1876.
28. A. FISCHEL, Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Bd. XIV. 1900.
29. J. FLEISSIG, Die Entwicklung des Geckolabyrinthes. Anatomische Hefte. Bd. XXXVII. 1908.
30. A. FRISCH, Gestalten des Chorioidealpigmentes. Sitz.-Ber. der k. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. LVIII. Abt. II. Wien 1868.
31. E. GAUPP, ECKER und WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches. Bd. I, II. Braunschweig 1896—1904.
32. A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
33. A. GRÜNHAGEN, Über das Vorkommen eines Dilator pupillae in der Iris des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XXVIII. 1866.
34. — Über den Sphincter pupillae des Frosches. Arch. für gesamt. Phys. Bd. LIII. 1893.
35. H. S. HARRISON, On the Perilymphatic spaces of the Amphibia. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIX. Ref. in SCHWALBES Jahresber. 1902.
36. — The Homology of the Lagena throughout Vertebrates. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.
37. C. HASSE, Die Histologie des Bogenapparates und des Steinsackes der Frösche. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. 1868.
38. — Das Gehörorgan der Wirbeltiere, von GUSTAV RETZIUS. Besprechung. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. XXI. 1884.
39. — Das Gehörorgan der Frösche. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. 1868.
40. V. HENSEN, Bemerkungen gegen die Cupula terminalis (LANG). Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1878.

41. H. HERZOG, Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.
42. V. HINSBERG, Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien. Ebendas. Bd. LVIII. 1901.
43. C. K. HOFFMANN, in H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Amphibien. Leipzig u. Heidelberg. 1873—1878.
44. K. ISHIKURO, Über die Becherzellen der Conjunctiva. Diss. med. Ref. in SCHWALBES Jahresber. 1903.
45. E. KALLIUS, Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Anat. Hefte. Bd. III. 1894.
46. K. KAMON, Über die »Geruchsknospen«. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIV. 1904.
47. KUHN, Über das häutige Labyrinth der Amphibien. Ebendas. Bd. XVII. 1879—80.
48. H. KUHN, Zur Kenntnis des Pigmentepithels. Centralbl. f. d. med. Wiss. XV. 1877.
49. E. LANDOLT, Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.
50. G. LANG, Das Gehörorgan der Cyprinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendapparate. Diese Zeitschr. Bd. XIII. 1863.
51. P. LANGERHANS, Über mehrschichtige Epithelien. VIRCHOWS Arch. f. path. Anat. Bd. LVIII. 1873.
52. H. LAUBER, Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. XVIII. 1902.
53. — Anatomische Untersuchung des Auges von *Cryptobranchus japonicus*. Ebendas. Bd. XX. 1903.
54. R. LEUCKART, Organologie des Auges. GRAEFE u. SAEMISCH, Handb. d. gesamt. Augenheilk. 1876.
55. MADRID-MORENO, Über die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Bericht von C. EMERY. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.
56. V. MIHALCOVICS, Nasenhöhle und JACOBSONSches Organ. Eine morphologische Studie. Anat. Hefte. Bd. XI. 1899.
57. F. MORANO, Die Pigmentschicht der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
58. H. MÜLLER, Zur Histologie der Netzhaut. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
59. — Über einige Verhältnisse der Netzhaut bei Menschen und Tieren. Verh. d. physik.-med. Ges. Würzburg. Bd. IV. 1854.
60. — Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbeltieren. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1856.
61. J. NIEMACK, Maculae und Cristae acusticae mit EHRLICHS Methylenblau-methode untersucht. Anat. Hefte. Bd. II. 1893.
62. K. OKAJIMA, Zur Anatomie des Geruchsorgans von *Cryptobranchus japonicus*. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.
63. — Zur Anatomie des inneren Gehörorgans von *Cryptobranchus japonicus*. Anat. Hefte. Bd. XXXII. 1907.
64. — Die Osteologie des *Onychodactylus japonicus*. Diese Zeitschr. Bd. XCI. 1908.

65. A. PETERS, Beitrag zur Kenntnis der HARDERSchen Drüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
66. W. PFITZNER, Das Epithel der Conjunctiva. Zeitschr. f. Biolog. Bd. XXXIV. 1897.
67. G. A. PIERSOL, Beiträge zur Histologie der HARDERSchen Drüsen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
68. C. RABL, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Diese Zeitschr. Bd. LXIII, LXVII. 1891—1900.
69. G. RETZIUS, Zur Kenntnis des inneren Gehörorgans der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1880.
70. — Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm. 1881.
71. — Das Gehörorgan von *Cocilia annulata*. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
72. — Die Endigungsweise des Riechnerven. Biol. Unters. N. F. Bd. IV. 1892.
73. — Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Ebendas. N. F. Bd. IV. 1892.
74. — Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Ebendas. N. F. Bd. VI. 1894.
75. — Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im JACOBSONSchen Organ. Ebendas. N. F. Bd. VI. 1894.
76. P. u. F. SARASIN, Über das Gehörorgan der Cociliiden. Anat. Anz. 1892.
77. E. SARDEMANN, Zur Anatomie der Thränen drüse. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.
78. P. SCHIEFFERDECKER, Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.
79. H. SCHLEGEL siehe TEMMINCK.
80. F. E. SCHULZE, Zur Kenntnis der Endigungsweise des Hörnerven bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat., phys. und wissenschaft. Med. 1862.
81. M. SCHULZE, Über die Endigungsweise des Hörnerven im Labyrinth. Ebendas. 1858.
82. — Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. 1866.
83. — Über Stäbchen und Zapfen der Retina. Ebendas. Bd. III. 1867.
84. — Über die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren. Ebendas. Bd. V. 1869.
85. O. SCHULZE, Mikroskopische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens. GRAEFE-SÄEMISCH, Handb. d. gesamt. Augenh. 1900.
86. O. SEYDEL, Über die Nasenhöhle und das JACOBSONSche Organ der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
87. T. C. SPRAWSON siehe BODEN.
88. E. STEINACH, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Zweite Mitteil. Arch. f. gesamt. Phys. Bd. LII. 1892.
89. P. STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1880.
90. F. K. STUDNICKA, Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXXI. 1898.
91. K. TAGO, Study on Urodela of Japan. Zool. magaz. publish. by the Tokio. zool. Soc. Vol. XIX. No. 225—6. Tokio 1907.

92. D. TRETJAKOFF, Der Musculus protractor lentis im Urodelenauge. Anat. Anz. Bd. XXVIII. 1906.
93. C. J. TEMMINCK und H. SCHLEGEL, Reptilia. Fauna japonica von P. F. SIEBOLD. 1842.
94. H. VIRCHOW, Über den Musculus ciliaris des Frosches. Arch. f. Anat. u. Phys., phys. Abt. 1885.
95. R. WIEDERSHEIM, Kopfskelet der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
96. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena. 1902.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IV und V.

#### I. Geruchsorgan.

<i>A.D.</i> , Augendrüse;	<i>N.eth.</i> , Nasenknorpel;
<i>a.N.</i> , äußeres Nasenloch;	<i>Nas.</i> , Nasale;
<i>C.cr.</i> , Schädelhöhle;	<i>Ol(d)</i> , Olfactorius (dorsaler Ast);
<i>C.int.</i> , Cavum internasale mit Gl. internasale;	<i>Ol(I)</i> , Olfactorius (zum Organon vomeronasale);
<i>Cho.</i> , Choane;	<i>Ol(v)</i> , Olfactorius (ventraler Ast);
<i>D.n.l.</i> , Ductus nasolacrimalis;	<i>O.v.n.</i> , Organon vomeronasale;
<i>Front.</i> , Frontale;	<i>Par.</i> , Parietale;
<i>Gaum.</i> , Gaumenfortsatz;	<i>Praef.</i> , Präfrontale;
<i>H.N.</i> , Hauptnasenhöhle;	<i>Praem.</i> , Prämaxillare;
<i>Max.</i> , Maxillare;	<i>s.N.</i> , seitliche Nasenrinne;
<i>M.dil.</i> , Musculus dilatator naris;	<i>u.N.d.</i> , untere Nasendrüse;
<i>M.con.</i> , Musculus constrictor naris;	<i>Vom.</i> , Vomer.

Fig. 1. Frontaler Schnitt der Nasenhöhle durch die Gegend vom äußeren Nasenloch.

Fig. 2. Derselbe, durch die Gegend vom Organon vomeronasale und der Einmündungsstelle des Ductus nasolacrimalis.

Fig. 3. Derselbe, durch ihren mittleren Teil.

Fig. 4. Derselbe, durch die Gegend der Choane.

#### II. Gehörorgan.

<i>Amp.a.</i> , Ampulla anterior;	<i>Cr.p.</i> , Crista ampullae posterioris;
<i>Amp.l.</i> , Ampulla lateralis;	<i>D.end.</i> , Ductus endolymphaticus;
<i>Amp.p.</i> , Ampulla posterior;	<i>D.per.</i> , Ductus perilymphaticus;
<i>Bl.</i> , Blutgefäß;	<i>Fac.</i> , Facialis;
<i>C.s.a.</i> , Canalis semicircularis anterior;	<i>F.a.m.</i> , Foramen acusticum medium;
<i>C.s.l.</i> , Canalis semicircularis lateralis;	<i>F.end.</i> , Foramen endolymphaticum;
<i>C.s.p.</i> , Canalis semicircularis posterior;	<i>F.u.s.</i> , Foramen utriculo-sacculare;
<i>Col.</i> , Columella;	<i>F.per.</i> , Foramen perilymphaticum;
<i>Cr.a.</i> , Crista ampullae anterioris;	<i>G.a.f.</i> , Ganglion acustico-faciale;
<i>Cr.l.</i> , Crista ampullae lateralis;	<i>Geh.</i> , Gehirn;

<i>G.Fl.</i> , Gelber Fleck;	<i>R.ant.</i> , Ramus anterior;
<i>Lag.</i> , Lagna;	<i>R.neg.</i> , Ramulus neglectus;
<i>M.neg.</i> , Macula acustica neglecta;	<i>R.a.p.</i> , Ramulus ampullae posterioris;
<i>M.r.</i> , Macula acustica recessus utriculi;	<i>R.lag.</i> , Ramulus lagenae;
<i>M.s.</i> , Macula acustica saeculi;	<i>R.bas.</i> , Ramulus basilaris;
<i>M.t.</i> , Membrana tectoria;	<i>R.sac.</i> , Ramulus saeculi;
<i>Otol.</i> , Otolith;	<i>R.ut.</i> , Recessus utriculi;
<i>P.b.</i> , Papilla acustica basilaris;	<i>Rap.</i> , Raphe;
<i>P.l.</i> , Papilla acustica lagenae;	<i>Sac.</i> , Sacculus;
<i>Par.</i> , Parietale;	<i>S.s.</i> , Sinus superior;
<i>P.sph.</i> , Parasphenoideum;	<i>S.p.</i> , Sinus posterior;
<i>P.bas.</i> , Pars basilaris;	<i>Sp.per.</i> , Spatium perilymphaticum;
<i>P.neg.</i> , Pars neglecta;	<i>St.op.</i> , Stilus opercularis;
<i>p.G.</i> , perilymphatisches Gewebe;	<i>Tymp.</i> , Tympanicum;
<i>Pneum.</i> , pneumatische Höhle;	<i>Ut.</i> , Utriculus.

Fig. 5. Häutiges Labyrinth (Wachsplattenmodell), von medial; etwa 35mal vergrößert.

Fig. 6. Dasselbe. von lateral.

Fig. 7. Dasselbe, von oben.

Fig. 8—15. Frontalschnitte des Gehörorgans.

### III. Sehorgan.

Fig. 16. Sagittaler Schnitt durch den ventralen Teil des Ciliarkörpers. *M.prot.*, Musculus protractor lentis; *Pig.*, Pigmentschicht der Iris; *Pig.S.*, Pigmentschicht des Ciliarkörpers.

Fig. 17. Tangentialer Schnitt der Iris. *Sp.pup.*, Sphincter pupillae, deren pigmentierte glatte Muskelzellen meist längs geschnitten. *K.*, Kerne; *St.*, Stroma der Iris; *P.ir.*, Pars iridica retinae.

Fig. 18. Frontaler Schnitt durch die Gegend vom Foramen opticum. *Geh.*, Gehirn; *P.*, Pia; *Orb.*, Orbitosphenoideum; *F. op.*, Foramen opticum; *Op.*, Opticus mit Zellsträngen; *Parasph.*, Parasphenoideum; *Ret.bul.*, Retractor bulbi; *Lev.bul.*, Levator bulbi.

Fig. 19. Horizontaler Durchschnitt des Auges der alten Larve vor der Metamorphose. *Cor.*, Cornea; *Gl.*, Glaskörper; *Ir.*, Iris; *L.*, Linse; *Zon.*, Strahlenbändchen.

# Über die erste Bildung der Körperform bei Entypie des Keimes.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ratte.

Von

**Dr. Victor Widakowich,**

Assistenten am embryologischen Institut der Wiener Universität.

---

Mit 1 Figur im Text und Tafel VI—VIII.

---

## Einleitung.

Das merkwürdige Phänomen der »Keimblattumkehr« wurde von REICHERT (25) und BISCHOFF (1 u. 2) entdeckt. REICHERT war bereits im Jahre 1842 die eigentümliche Lage der Darmrinne an der Außenfläche des Meerschweincheneies aufgefallen, und BISCHOFF hatte 10 Jahre später die oft zitierte, zunächst rätselhafte Beobachtung gemacht, daß der Meerschweinchenembryo mit seiner Bauchseite nach außen, mit seiner Rückenseite aber gegen das Innere des Eies zu liegt. Wenn auch REICHERT, und ganz besonders BISCHOFF, ausführliche Untersuchungen über den Gegenstand veröffentlichten, so gebührt doch das Verdienst, die Lösung des Rätsels gefunden zu haben, KUPFFER (16), in erster Linie aber SELENKA (29 u. 30). Diesen Forschern verdanken wir die Erkenntnis, daß die »Entypie des Keimes« (SELENKA) nichts ist, was den allgemeinen Gesetzen der Entwicklung des Wirbeltierleibes widerspricht, daß die Entwicklungsart aller, die Entypie aufweisenden Säuger von dem früher als Norm angesehenen Entwicklungstypus nichts dem Wesen nach verschiedenes ist. Seither ist eine Reihe von Untersuchungen über diesen Gegenstand erschienen, die einerseits zeigten, daß die Entypie des Keimes eine nicht nur auf die Nager allein beschränkte, sondern durch mannigfache Übergänge zur »normalen« Entwicklungsart hinüberleitende Einrichtung ist, andererseits aber durch viele neue Details die durch die älteren Arbeiten gewonnenen Gesichtspunkte vertieften.

Die Schwierigkeit der Materialbeschaffung, vielleicht noch mehr

die der Präparation, bringt es mit sich, daß die Deutung vieler Verhältnisse noch strittig ist und manche in der Kenntnis späterer Entwicklungsformen vorhandene Lücke noch ausgefüllt werden muß.

Es war z. B. KEIBEL (13) nicht möglich, in seinem Referat »Über die Entwicklung der äußeren Körperform der Wirbeltiere«, »über die jungen Stadien, bei denen die Umkehr der Keimblätter auf der Höhe steht, und die Übergangsformen, in denen die Embryonen die bei den Säugern gewöhnliche Form annehmen«, Näheres mitzuteilen, da die Literatur in diesen Punkten nichts Brauchbares bietet. Die fünf für eine frühe Zeit der Entwicklung von Ratte und Maus charakteristischen Bilder  $a-d_1$ , die KEIBEL aus SELENKAS Arbeiten reproduziert, enthalten mancherlei Irrtümer. Die nächstfolgende Fig. e zeigt nach notgedrungener Überspringung der höchst interessanten Zwischenformen einen schon weit entwickelten Embryo, der sich kaum mehr von Embryonen anderer Säuger, die keine Entypie des Keimes aufweisen, unterscheidet.

Wenn ich mich entschließe, im folgenden einen bescheidenen Beitrag zur teilweisen Ausfüllung einiger Lücken zu geben, so geschieht dies teilweise auch deshalb, weil mir daran lag, zu zeigen, daß eine Anzahl von Unklarheiten jener Art der Arbeitstechnik zur Last fällt, die unter gänzlicher Hintansetzung der Präparation alle Verhältnisse durch das Mikrotom zu ergründen trachtet.

Es lag nicht im Plane meiner Arbeit, die Befruchtung, Furchung und Einbettung des Eies in ausgedehnterem Maße zu berücksichtigen. Über diese gut bekannten Abschnitte der Entwicklung liegen ja gegenwärtig viele Publikationen vor, wie die ausgezeichneten Untersuchungen von SOBOTTA (31), die Arbeiten von MELISSINOS (21), GERLACH (9), LAMS und DOORME (17) u. a.

Nach dem Abschnitte »Material und Methode« folgt eine kurze Darstellung der Entwicklung des gefurchten Eies zum Keim, der die Proamnionhöhle gebildet hat. Dieser orientierenden Übersicht ist ein Kapitel angeschlossen, in dem Beobachtungen über den Uterus und das Ei der Ratte gebracht werden, Beobachtungen, die weder gut vor der Orientierung noch bei Besprechung der älteren Stadien mitgeteilt werden könnten. Nach dieser Abschweifung wird von den Entwicklungsvorgängen nach der Bildung der Proamnionhöhle die Rede sein.

In der Besprechung der Gestalt der Stadien, die zu meinen ersten Totopräparaten und Modellen hinüberleiten, werde ich der vorzüglichen Schilderung folgen, die SOBOTTA (32) für die Maus gegeben hat, die sich in ihrer ersten Entwicklung kaum von der Ratte unterscheidet.

Die speziell und ausschließlich über die Ratte handelnde Untersuchung CHRISTIANI'S (5) wäre als Leitfaden wenig geeignet; das gleiche gilt von den Arbeiten SELENKAS, DUVALS (7) und ROBINSONS (26), die teilweise ebenfalls über die Ratte berichten, aber viele Irrtümer enthalten. Was die Bezeichnungen betrifft, werde ich mich möglichst an die einfache und zweckmäßige Nomenklatur SOBOTTAS halten.

### Material und Methode.

Seit einigen Jahren steht mir eine große, in gutem Zustande befindliche Rattenzucht (*Mus rattus albus*) zur Verfügung. Die Tiere sind mit Ausnahme der Monate November bis einschließlich Februar das ganze Jahr hindurch brünstig. In manchen Punkten scheinen sie sich anders zu verhalten wie die weiße Maus. SOBOTTA erzielte genaue Altersbestimmungen der Eier und Embryonen der weißen Maus, wenn er während der zweiten Ovation post partum (21 Tage) begattete Tiere verwendete. MELISSINOS hatte mit der von SOBOTTA angegebenen und auch von BURCKHARD (4) verwendeten Methode weniger gute Resultate, hingegen bei Belegen der Tiere am 29. Tage nach dem ersten Wurf so hervorragend gute, daß er sein Material »mit fast mathematischer Präzision« beschaffen konnte und bezüglich letzterer Methode »jede Einrede für unstatthaft« erklärte. Die Ratte bildet nach MELISSINOS ein etwas schwierigeres Material als die Maus. Ich war bei der Ratte lediglich auf die direkte Beobachtung des Coitus angewiesen, da alle Bestrebungen nach einer exakten Altersbestimmung der Embryonen nach den Ovulationen vergeblich waren. Eine Zeit hindurch wurden die Weibchen nur auf das Vorhandensein eines Vaginalpfropfes hin untersucht, dabei aber viele trächtige Tiere übersehen, da der Vaginalpfropf nicht regelmäßig ausgebildet wird. Da mehrmals Tiere, die einen wohlausgebildeten Vaginalpfropf hatten, sich als nicht befruchtet erwiesen, wurden nur mehr spontan bei der Begattung angetroffene Weibchen verwendet. Regelmäßig wurde beobachtet, daß das brünstige Weibchen, das im Laufe mehrerer Stunden viele Männchen zuläßt und in dieser Zeit 30mal oder noch öfter belegt wird, plötzlich jede Annäherung der Männchen energisch zurückweist. Ein solches Weibchen wird dann bereits nach kurzer Zeit von den Männchen ganz außer acht gelassen. Vielleicht zeigen nicht alle Maus- und Rattenstämme ein gleiches Verhalten; möglicherweise sind Klima, Alter der Zucht (Zahl der Generationen, die ohne Blutauffrischung gezogen werden), Zahl der Männchen usw. nicht gleichgültig. Jeden-

falls sind die Altersangaben von SOBOTTA und MELISSINOS viel genauer wie die meinen. Betont sei aber, daß genaue Altersangaben für spätere Stadien ziemlich illusorisch sind, da die Embryonen ein- und desselben Uterus gewöhnlich sehr verschieden weit entwickelt sind. Diese Tatsache ist nicht allgemein bekannt, wenn auch öfters auf sie hingewiesen wurde. Bezüglich der weißen Maus versichert KOLSTER (15), daß die Entwicklung weder stets bei den Eiern desselben Tieres genau gleichmäßig stattfindet, noch bei verschiedenen Tieren, die genau gleich lange Zeit nach der Begattung fixiert wurden. Besonders eklatante Fälle von Verschiedenheit der Entwicklung bei Insassen desselben Uterus wurden im Laufe der weiteren Ausführungen gelegentlich vermerkt. Eine relativ gleichmäßige Entwicklung der Embryonen verschiedener, gleich lange Zeit nach der Begattung getöteter Tiere scheint MELISSINOS beobachtet zu haben. Dieser Autor berichtet über 31 Tiere (Mäuse und Ratten), die zu Ende des 8. Tages getötet wurden. Die Keime dieser Tiere »hatten zwar unter sich Verschiedenheiten, so daß man annehmen konnte, es handle sich um verschiedene Stadien, aber fast alle leiteten sich aus dem verschiedenen Zustande der Durchschnitte der nicht immer regelmäßig den Uterusanschwellungen angelagerten Eier her.«

Zur Konservierung wurden Sublimat-Alkohol, ZENKERsche Lösung, Formol-Alkohol, FLEMMINGSche Lösung u. a. m. angewendet, die mit Ausnahme der in die relativ großen Eikammern der Ratte schwer eindringenden FLEMMINGSchen Lösung alle mehr oder minder gute Präparate liefern können. Am besten haben sich wohl die ZENKERsche Lösung und das Formol-Alkoholgemisch nach SCHAFFER bewährt. Einige trächtige Weibchen wurden nach Durchspülung des Gefäßsystems mit LOCKEScher Lösung nach der MANNschen (20) Methode mit Kalium bichrom.-Formol-Eisessiggemischen injiziert. Diese Methode liefert, wie bekannt, ausgezeichnete Resultate, ist aber umständlich und zeitraubend.

Zu Beginn meiner Untersuchungen, die zunächst Keime im Stadium der Amnionbildung betrafen, suchte ich unter Anwendung der Paraffintechnik eine größere Anzahl von Schnittserien herzustellen, um aus diesen einige zum Modellieren geeignete Stadien auszuwählen. Zunächst gelang es mir trotz vorsichtigster Paraffineinbettung nicht, jenen Entstellungen der zarten Keime zu entgehen, die in den Darstellungen fast aller Autoren, die sich mit diesem Objekt beschäftigten, wiederkehren und mitunter eine verhängnisvolle Rolle spielen.

So scheint, abgesehen von DUVALS Fig. 96, 97, 99, die Einstül-

pungen vortäuschen, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind, SELENKA lediglich durch die Schrumpfung des Mesoderms bewogen, eine hohle Anlage der Schwanzfalte des Amnion beschrieben zu haben. KUPFFER bezeichnet eine wohl durch die Zusammenziehung des Mesoderms entstandene Ectodermtasche als Allantoisanlage, und selbst SOBOTTA beschreibt Faltungen des Ectoderms, die durch Knickungen entstanden zu sein scheinen, als Amnionfalten.

Die verschiedenen Zerstörungen scheinen bei weitem nicht so sehr von der Art der Fixierung als von der Art der Einbettung abzuhängen. Hiervon kann man sich leicht überzeugen, wenn man mehrere gleich weit entwickelte, auf gleiche Weise fixierte Stadien — sie seien etwa aus der Zeit, da die extraembryonale Leibeshöhle gebildet wird — in verschiedene Medien einbettet. Die größten Zerstörungen wird man finden, wenn man in wasserhaltigem oder zu konzentriertem Celloidin einbettet. Weniger intensive, aber immerhin nicht unbedeutende Veränderungen wird man bei Paraffineinbettung erhalten. Die besten Präparate ergibt eine sehr langsame, ganz allmählich zu stärkeren Konzentrationen fortschreitende Celloidineinbettung. Rascheres Arbeiten wie diese Methode ermöglicht bei fast gleich gutem Erfolge die kombinierte Celloidin-Paraffinmethode, die, richtig angewendet, sehr zuverlässig ist. Die Kenntnis der zur Anwendung gekommenen Form dieser Methode verdanke ich Mitteilungen der Herren v. APÁTHY und PÉTERFI. Das Prinzip der Methode besteht im allgemeinen bekanntlich darin, daß man die Schädlichkeiten des Celloidins — Eindrücken zarter Membranen usw. — sowie die des Paraffins — Schrumpfung, Zerreißen mancher Gewebsteile beim Erstarren — auszuschalten sucht, indem man das Celloidin nur in geringer Konzentration zur Anwendung bringt und das Paraffin erst dann einwirken läßt, wenn das Objekt durch die Celloidineinbettung bereits eine gewisse innere Stütze erlangt hat. Die zu schneidenden Objekte, wie Tuben mit Tubeneiern, Uteri mit freien Keimblasen, wie auch ältere Stadien werden allmählich mit 4%iger Celloidinlösung durchtränkt. Nach Härtung des Celloidins in Chloroformdämpfen kamen die Präparate in das v. APÁTHYSche Ölgemisch und wurden schließlich nach Benzoldurchtränkung in 58°iges Paraffin eingebettet. Ich variierte die Methode mit gutem Erfolge dahin, daß ich nicht, wie v. APÁTHY, ein kompliziertes Verfahren zum Aufkleben der Serienschritte anwandte, sondern diese wie gewöhnliche Paraffinschnitte mit Wasser auf dem Objektträger montierte. Die Methode erlaubt ein rasches Arbeiten und gibt, sorgfältig durchgeführt, gute Präparate.

Schon KUPFFER hat angegeben, daß man durch junge, dem Uterusepithel anhaftende Keimblasen Längsschnitte erhält, wenn man normal auf das Mesometrium schneidet und später, »nachdem die Einstülpung begonnen«, durch Schnitte parallel der Fläche des gespannt gedachten Mesometrium gute Längsschnitte durch den Eicylinder erzielt. Ich erhielt auf diese Weise eine größere Anzahl guter Serien durch junge Stadien etwa bis zur Zeit der Anlage der Medullarwülste. Für Stadien, die bereits beginnen, ihre Körperform auszubilden, ist diese Art der Präparation nicht mehr gut brauchbar. Man müßte wohl, da man kein Mittel hat, den im Uterus liegenden Embryo genau zu orientieren, viele Schnittserien anfertigen, um aus diesen dann die in guter Schnitt- richtung getroffenen auszuwählen. Denn wenn es auch bei der Her- stellung von Plattenmodellen theoretisch gleichgültig ist, welche Schnitt- richtung man angewendet hat, so ist es doch bekanntlich zuweilen ungemein schwierig, aus schräg geschnittenen Serien einen Keim voll- kommen richtig zu modellieren. Ich verlegte mich daher bald auf die Präparation mit Nadel und Lanzette, um womöglich unbeschädigte, ganze Keime aus ihrer Umgebung herauszuschälen.

Es zeigte sich bald, daß bereits sehr frühe Stadien der Präparation zugänglich sind. SOBOTTA hat in seiner Arbeit »Über die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus« von seinen vergeblichen Versuchen berichtet, Eier aus der Tube in toto zu bekommen. Die eng kontra- hierten Schlingen der Tube, in der die Eier im Verlaufe der Furchung liegen, könne man wegen ihrer Kleinheit überhaupt schwerlich, jeden- falls nur unter Verletzung der Eier aufschneiden. Auch das Ausspritzen der Tube mißlang SOBOTTA mehrmals gänzlich, da, wie der Autor ver- mutet, sich bei diesem Versuche die Tube kontrahiert und die Eier noch fester umschließt. SOBOTTA meint, daß es vielleicht mit andern Mitteln gelingen könnte, Eier aus der Tube in toto zu erhalten. Da ich bei der Ratte mit gutem Erfolge versucht habe, Tubeneier zu prä- parieren, sei hier, ohne daß ich auf die erhobenen Befunde in dieser Abhandlung näher eingehe, kurz auf die einfache und bequeme Methode hingewiesen, mit der man sich leicht Tubeneier zu verschaffen vermag. Es ist dabei ziemlich gleichgültig, in welchem Abschnitte der Tube sich die Eier gerade befinden. Man geht so vor, daß man das uterine Ende der Tube von seiner Insertionsstelle abtrennt und sämtliche Ver- bindungen der Tube mit der Ovarialtasche ablöst. Hierauf spült man das so gewonnene Klümpchen, die stark gewundene Tube ist wegen der Kürze der Mesosalpinx zu einem Knäuel geballt, sorgfältig in warmer NaCl-Lösung ab und durchtrennt mit einer scharfen Nadel

den Anlötungsrand der Mesosalpinx von der Tubenmuskulatur. Man erhält auf diese Weise einen etwa 15 mm langen Schlauch, den man auf gut Glück mit der Lanzette in 2—3 mm lange Stückchen zerteilt. Aus diesen gewinnt man die Eier, indem man das eine Ende der Stückchen mit einer Nadel festhält, während man mit einer zweiten, horizontal aufgelegten Nadel über das Tubenstück energisch darüberstreift. Aus dem freien Ende des Stückchens tritt dann gewöhnlich das ganze Epithel oft als unbeschädigtes Rohr heraus. Nach vorsichtiger Zerteilung des Epithels findet man dann mit der Lupe leicht etwa vorhandene Eier, die sich durch ihren starken Glanz auszeichnen. Selbstredend muß man sich hüten, die dünne Schicht NaCl-Lösung, in der gearbeitet wird, eintrocknen zu lassen, usw. Ich habe diese Art der Präparation niemals mit völligem Mißerfolg angewendet. Enthält die Tube Eier, so kann man sicher sein, wenn auch nicht alle, so doch die Mehrzahl aufzufinden. Ich habe auf diese Weise zweizellige Stadien mit Polkörper, vierzellige und Morulae im frischen Zustande beobachten können. Der schwierigste Teil der Präparation ist die Fixierung und Färbung der aufgefundenen Eier. Hier kommen die verschiedenen, zur Konservierung auspräparierter Follikeleier üblichen Reagenzien in Betracht. Es sei nur darauf hingewiesen, daß die Fixierungsflüssigkeiten längere Zeit (24 Stunden, feuchte Kammer) einwirken müssen, da die Eier sonst leicht bei der Entwässerung einschrumpfen.

Das »non plus ultra de Part« wie sich CHRISTIANI ausdrückt, die Gewinnung unbeschädigter frischer Eicylinder aus dem Uterus, ist mir natürlich ebensowenig geglückt wie die Präparation noch freier Keimblasen des Uterus.

Schon implantierte Eier lassen sich aus dem fixierten Uterus mit Leichtigkeit auspräparieren. Sämtliche hier gebrachte Totofiguren sind Bilder von Objekten, die aus fixierten Eikammern gewonnen wurden. An sich ist es für die Erhaltung der äußeren Form ziemlich gleichgültig, welche Fixierungsmittel man anwendet. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die meisten Beschädigungen, auf die man stößt, durch die Art der Einbettung und nicht, wie viele glauben, durch die Fixierung hervorgerufen werden.

Kleine Keime, vor allem solche, die nur eine Höhle, die Proamnionhöhle, enthalten, sind in ihrer Färbung der Decidua vollkommen gleich. Man sieht sie gewöhnlich erst dann, wenn die Ento-Ectodermwand der Proamnionhöhle schon zerstört ist und man in das Innere des Cylinders sieht. Es ist daher sehr vorteilhaft, wenn man die Uteri, die solche Keime enthalten, mit Reagenzien fixiert, welche das Blut-

extravasat, das den Keim umgibt (vgl. die Arbeiten von SOBOTTA, KOLSTER und DISSE [6]) schwarz färben. Hierzu eignen sich Formolgemische, die bekanntlich die Eigenschaft haben, bei längerer Einwirkung aus dem Hämoglobin ein schwarzbraunes Pigment zu produzieren. Mit Formol-Alkohol nach SCHAFFER (28) (1 Teil Formol 40°, 2 Teile Alc. 80°) fixierte Eikammern zeigen dann einen von einer dunklen Rinde umgebenen, von der Decidua leicht zu unterscheidenden Keimcylinder. Die Präparation war dann am leichtesten, wenn parallel dem gespannt gedachten Mesometrium dünne Schnitte von der Eikammer abgetragen wurden, bis das gefärbte Blutextravasat durch die Decidua durchschimmerte. Durch mehrere Schnitte wurde sodann ein würfelförmiges, den Keim enthaltendes Stück Decidua aus der Eikammer ausgeschnitten. Unter der Lupe befreit man dann mit spitzen, glatt polierten Nadeln, zarten Hähchen usw. den Keim von der anhaftenden Decidua. Auf ähnliche Weise präpariert man auch ältere Stadien, deren Abgrenzung von der Decidua bereits durch das aufgelockerte Gewebe um das äußere Blatt des Dottersackes möglich ist. Man überzeugt sich bei der Präparation leicht davon, daß die meisten der gegenwärtig üblichen Fixierungsmittel die äußere Form der Keime ausgezeichnet zu erhalten imstande sind, vorausgesetzt, daß die Entwässerung eine schonende war. Ein Unterschied liegt vielleicht im Grade der Brüchigkeit, den die Objekte nach verschiedenen Fixierungen annehmen. Sublimatgemische scheinen mir die brüchigsten, Formolgemische die elastischsten Präparate zu liefern. Die Präparation gelang am besten, wenn die Objekte in 80—90°igem Alkohol aufbewahrt wurden.

### Die Bildung des Eicylinders.

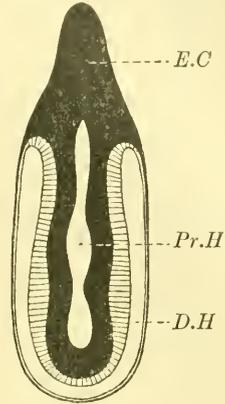
**Entwicklung des gefurchten Eies zum Keim, der die Proamnionhöhle enthält, nach der Darstellung Sobattas (32).**

Nach SOBOTTAS (26) Darstellung tritt, bald nachdem die Eier im Stadium der Morula die Uterushöhle erreicht haben, eine exzentrisch gelegene Furchungshöhle auf. Die Eier, deren Oolemm bereits früher verloren gegangen ist, zerstreuen sich über eine größere Strecke des Uterushornes. Am Anfange des 5. Tages nach der Befruchtung erscheint das kugelförmige Ei als typische Blastula, die eine regelmäßige, gut begrenzte Furchungshöhle enthält. Das Dach einer solchen Keimblase besteht aus einer einfachen Lage ziemlich platter Zellen, der Boden hat drei bis vier Zelllagen. Bei weiterer Ausbildung der Keimhöhle werden die Zellen des Bodens ein- bis zweischichtig. Die Keimblase

kommt mit dem Uterusepithel in Berührung, das sich unter ihrem Drucke abplattet, ohne aber mit ihr in Verbindung zu treten.

In der ersten Hälfte des 5. Tages zeigt die von der Keimhöhle begrenzte, oberste Lage des ungefähr dreischichtigen Bodens zuweilen eine etwas dunklere Färbung. Am Ende des 5. Tages ist diese Schicht schon stets von den andern verschieden. Um diese Zeit liegen alle Keimblasen mit der Verdickung der Wand mesometralwärts gerichtet. Allmählich nimmt die kugelige Keimblase eine längliche, ellipsoide Gestalt an. Der verdickte (mesometrale) Pol bekommt die Form eines Kegels, dessen Basis gegen die Keimhöhle gerichtet ist. Die innerste, bereits früher differenzierte Schicht des Bodens tingiert sich jetzt mit Eosin stärker als die übrigen Zellen des Keimes, sie liefert später einen großen Teil des Entoderms, insbesondere das ganze Dottersackepithel; sie führt den Namen Dotterentoderm. Bald erstreckt sich das Dotterentoderm mit platten Zellen auf die Innenfläche der seitlichen Begrenzung der Keimblase. Am antimesometralen Pol des Eies bilden sich einige großkernige, plasmaarme Zellen (Riesenzellen), eine konstante Eigentümlichkeit der Keimblase der Maus (und der Ratte). Im Verlaufe des 6. Tages verändert die Keimblase ihr Aussehen hauptsächlich dadurch, daß die Zellen des mehrschichtigen Teiles sich stark vermehren. Dabei wächst dieser Teil einerseits nach außen, andererseits aber in erhöhtem Maße in das Innere der Keimhöhle — der erste Anfang der Entypie des Keimfeldes. Der nach außen wachsende Teil wird zum Ectoplacentarconus, der nach innen wachsende zum Eizapfen oder Eicylinder. Während dieser Vorgänge geht das Uterusepithel zugrunde, so daß die Keimblase an die zur Decidua umgewandelte Schleimhaut grenzt. Auf der Kuppe des in die Furchungshöhle hineingewachsenen Eizapfens liegt hohes Dotterentoderm, das sich in Form von mehr abgeplatteten Elementen auch auf die Innenfläche der seitlichen Keimblasenwände erstreckt. Der aus ziemlich gleichartigen Zellen bestehende Eizapfen wird gegen Ende des 6. Tages länger. Eine quere Furche beginnt, ihn allmählich in zwei Teile zu zerschnüren. Der antimesometrale, allmählich Kugelform annehmende Abschnitt hat annähernd radiär gestellte Kerne, der mesometrale, mehr cylindrische Abschnitt, mehr unregelmäßig angeordnete Kerne. Im letzteren Teile tritt ein Lumen auf, das sich später, nachdem beide Abschnitte wieder miteinander verschmolzen sind, durch die ganze Länge des Eicylinders erstreckt. Das Dotterentoderm überzieht dann als viscerales Blatt des Dotterentoderms die ganze Oberfläche des Eicylinders, während die ganze Innenfläche der plattzelligen Keimblasen-

wand von dem aus zerstreuten Zellen gebildeten parietalen Blatte des Dotterentoderms austapeziert wird. Die Form der Keimblase, die des Eicylinders und seiner Lumina, die Gestalt der Schnürfurche und des Ectoplacentarconus unterliegen großen individuellen Schwankungen. Im wesentlichen hat der Keim am Ende des 7. Tages eine Form, von der die schematische Textfig. 1 eine Vorstellung gibt. Der mesometrale Teil des Keimes ist nach oben, der antimesometrale nach unten gerichtet. Die innere Höhle ist die Proamnionhöhle, die äußere die Dottersackhöhle. Die Proamnionhöhle ist ausschließlich vom »Ectoderm« begrenzt, die Dottersackhöhle nach innen zu vom visceralen Blatte des Dotterectoderms, nach außen zu von dessen parietalem Blatte. Die große, solide Zellmasse ist der Ectoplacentarconus. Das nach außen vom parietalen Blatte des Dotterentoderms gelegene, dünne Ectoderm, das die Begrenzung des Keimes gegen den Uterus zu bildet, besteht nunmehr aus einer kontinuierlichen membranartigen Schicht (KOLSTERS »feinfaserige Haut«), die stellenweise kernfrei ist und im Laufe der weiteren Entwicklung immer weniger Kerne erkennen läßt. Das »Ectoderm«, das die Proamnionhöhle begrenzt, besteht aus einer einfachen Lage von Zellen, deren Kerne alternieren. Das Dotterentoderm ist am antimesometralen Pole, wo es früher am höchsten war, jetzt stark abgeplattet und besitzt nunmehr seine größte Höhe auf den Seitenflächen des Eicylinders. Das ganze Ei, sowie auch der Eicylinder sind (SELENKA) drehrund, gewöhnlich vollkommen symmetrisch, ohne Andeutung einer lateralen Symmetrie.



Textfig. 1.

*E.C.*, Ectoplacentarconus;  
*Pr.H.*, Proamnionhöhle;  
*D.H.*, Dottersackhöhle (nach  
 SOBOTTA [33]).

### Das primäre embryonale Ectoderm und das extraembryonale Ectoderm.

Die die Proamnionhöhle begrenzende Zellschicht wurde als »Ectoderm« bezeichnet. SOBOTTA nennt diese Schicht nirgends direkt Ectoderm, da er der Überzeugung ist, daß »das Ectoderm der Autoren in der Mäusekeimblase nicht Ectoderm allein ist, sondern daß es Teilen aller drei Keimblätter den Ursprung gibt, dem gesamten Ectoderm und Mesoderm und Teilen des Entoderms«. Der Vorgang, durch welchen die als Dotterentoderm bezeichnete Schicht entsteht, hat nach SOBOTTAS

Meinung mit der Gastrulation nichts zu tun. Ich will nun gleich hier folgendes bemerken: Ich stimme mit SOBOTTA darin überein, daß das Ectoderm der Autoren nicht Ectoderm allein ist, sowie auch darin, daß das Dotterentoderm nicht durch Gastrulation entsteht. Es ist aber SOBOTTA entgangen, daß die die Proamnionhöhle begrenzende Zellschicht (Ectoderm der Autoren) bereits frühzeitig in zwei morphologisch und histologisch differenzierte Abschnitte geteilt ist, die Ectoderm verschiedener Valenz enthalten. Bezüglich dieser Tatsachen stellen mich nun meine Befunde auf die Seite MELISSINOS, nach dessen Überzeugung das Ectoderm des Embryo zu jener Zeit differenziert wird, da die mehr oder weniger deutliche Furche den Eicylinder in zwei Abschnitte teilt, wobei dann der antimesometrale Abschnitt das »eigentliche Ectoderm« enthält. Diesen Zellverband nenne ich primäres embryonales Ectoderm, im Gegensatz zum extraembryonalen Ectoderm, das den mesometralen Abschnitt des Eicylinders und den Trophoblast zusammensetzt. Erstere Bezeichnung scheint deshalb geboten, weil, wie ich sehe, in dem betreffenden Bezirke der Primitivstreifen gebildet wird, ein Vorgang, den ich allein als Gastrulation auffasse. Da im Bereiche des Primitivstreifens das Mesoderm und das Chordaentoderm entsteht, bleibt erst nach Ausscheidung der betreffenden Zellen das Ectoderm des Embryo (sekundäres Ectoderm) übrig.

SELENKA (29) unterscheidet an der kugeligen Eiblaste mehrere verschiedene Ectodermabschnitte. Jene Zellen, die den Boden des Eies nach außen begrenzen, nennt er RAUBERSche Zellen. Aus diesen, die aber, wie SOBOTTA, MELISSINOS und ich sehen, sehr wenige Mitosen zeigen, läßt er den Ectoplacentarconus hervorgehen. Die Zellen, die zwischen RAUBERSchen Zellen und dem Dotterentoderm liegen, nennt SELENKA Grundschrift, formative Zellen, formatives Ectoderm. Die platten Zellen des Daches der Keimblase heißen bei ihm Deckschicht, REICHERTSche Zellen. Diese Auffassung unterstützt SELENKA durch eine Anzahl sicher nicht einwandfreier Bilder, gegen deren suggestive Schematisierung SOBOTTA, der SELENKAS Standpunkt unberechtigt findet, energisch Stellung genommen hat. Auch mir war es nicht möglich, in diesen frühen Stadien verschiedene, sich durch Färbung und Grenzlinien charakterisierende Ectodermabschnitte wahrzunehmen (s. Fig. 1 und 2).

MELISSINOS, der seine Angaben durch die Abbildung einiger anscheinend prachtvoll erhaltener Keimblasen stützt, unterscheidet ebenfalls voneinander abzugrenzende Ectodermabschnitte, allerdings nicht in

voller Übereinstimmung mit SELENKA. Zunächst sind nach MELISSINOS alle den Boden der Keimblase bildenden Zellen einander gleich. Dann aber platten sich die äußeren Zellen ab, erhalten längliche Kerne, ihr Farbton prägt sich stärker aus. Diese Schicht verschwindet alsbald ganz; »die andern Zellen aber differenzieren sich nach dem Keimpole zu in die innere Dotterentodermschicht und die verbleibende Gruppe der RAUBERSEHEN Zellen«. Diese Zellen liefern den »Placentarconus«, sowie auch, wie MELISSINOS später angibt, den Eicylinder oder Eizapfen.

Ich bin, wie erwähnt, nicht imstande, vor dem Auftreten der Quersfurche durch Färbung zu unterscheidende Zellen, die nicht Dotterentodermzellen sind, aufzufinden. Insbesondere fehlen mir genügend viele Stadien, an denen das Zugrundegehen einer Zellschicht nachgewiesen werden könnte. Hingegen finde ich im Gegensatz zu SOBOTTA, daß die Zellmasse des Eicylinders nach dem Auftreten der mehr oder weniger deutlichen Quersfurche zwei voneinander erheblich durch Färbung und Anordnung der Zellen verschiedene Abschnitte zeigt, von denen der mesometrale schließlich das embryonale Ectoderm liefert (Fig. 3). Von dieser Erscheinung soll noch später die Rede sein. Vorerst sei noch einiger Details Erwähnung getan, die den Uterus, das Ei und die Riesenzellen betreffen.

#### Bemerkungen über den Uterus, das Ei und die Riesenzellen der Ratte.

Die Struktur des Uterus der Maus ist gut bekannt. Dennoch konnte noch jüngst KOLSTER (15) eine anscheinend früher im Uterus noch nicht beobachtete Zellart nachweisen, die eine konstante Eigentümlichkeit des Uterus der Maus und, wie ich finde, auch der Ratte bildet. Es handelt sich um große, gelblich bis braun pigmentierte Zellen, die man manchmal vereinzelt, bald aber in ungeheueren Verbänden beobachten kann. KOLSTER fand diese Zellen in der Schleimhaut eines geschlechtsreifen, unbelegt gebliebenen Uterus in mäßiger Menge. Sie liegen niemals dicht unter dem Epithel, oft angrenzend an die Muscularis, gewöhnlich an der mesometralen Seite des Uterus. Manche dieser Zellen enthalten rötlich gefärbte Granula. Reichlicher kommen sie im Uterus von Tieren vor, die schon geboren haben. Wahrscheinlich handelt es sich, wie KOLSTER annimmt, um Wanderzellen, die sich mit den Zerfallsprodukten der roten Blutkörperchen beladen. Bei der Ratte lassen sich Anhäufungen solcher Zellen oftmals schon am frischen, unversehrten Uterus wahrnehmen. Man sieht dann scharf umgrenzte, braune Knötchen, die in regelmäßigen Abständen nahe dem

Insertionsrande des Mesometrium durch die Muscularis hindurchschimmern. Beiläufig sei erwähnt, daß solche mit Blut beladene Wanderzellen auch bei andern Säugern zu finden sein dürften. So sah ich ganz ähnliche Zellen in der Uterusmucosa des Igels.

Über das Uterusepithel der Maus berichten die Autoren übereinstimmend<sup>1</sup>, daß es der Flimmerhaare entbehrt. Die rätselhafte Verteilung der anfänglich dicht nebeneinander gelagerten Eier auf die ganze Länge des Uterushornes veranlaßte mich, den Epithelverhältnissen bei der Ratte besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Daß das Ei einer aktiven Bewegung unfähig ist, unterliegt keinem Zweifel. Die Schwerkraft kann als bewegendes Moment schon wegen der Lage des Uterus nicht in Frage kommen. Überdies muß die Wirkung der Adhäsion zwischen Eioberfläche und der feuchten Uterusinnenfläche größer sein als die der Schwerkraft. Angesichts der Dicke der Mucosa und der Uterusmuskulatur kann man wohl nicht annehmen, daß eine wie immer sich betätigende Peristaltik imstande sei, die aneinander liegenden, winzigen Eier voneinander zu trennen. Sieht man nun, daß z. B. der menschliche Uterus im Menstruationsintervall ein lebhaft flimmerndes Epithel besitzt (HOEHNE [11], SCHAFFER [27]), so ist es recht naheliegend, auch bei der Maus und Ratte ein wenigstens zeitweilig flimmerndes Uterusepithel zu vermuten. Es wäre dann wohl die Fortbewegung der Eier im Uterus, allerdings aber noch nicht ihre regelmäßige Verteilung über die Länge der Uterushörner erklärt. Tatsächlich sah ich oft an vielen Stellen von Uteris des 4. Tages Gebilde, die ich an Präparaten, die weniger Skeptizismus verlangten, für unvollkommen konservierte, miteinander verklebte, sehr kurze Flimmerhaare erklärt hätte (vgl. Fig. 2, wo derartiges angedeutet ist). Sicherlich hat die Oberfläche des Epithels um diese Zeit überhaupt ein besonderes, ungewohntes Aussehen. Man sieht einen deutlichen, dunkler gefärbten Saum, der das Epithel gegen das Uteruslumen zu begrenzt. SOBOTTAS anscheinend in allen Details sehr genauen Abbildungen zeigen in Fig. 4 und 5 einen ähnlichen Saum, nicht aber seine Fig. 11, die ein späteres Stadium betrifft, in dem diese Erscheinung auch tatsächlich schon verschwunden ist. Da ich vermutete, daß die Epithelfrage mit Sicherheit nur am überlebenden Material entschieden werden könnte, untersuchte ich wiederholt an frischen Präparaten Uterusmucosa aus der kritischen Zeit. Der Erfolg war stets negativ, wie auch die Versuche, bei Dunkelfeldbeleuchtung etwa abgefallene Cilien zu

<sup>1</sup> G. LOTT (18) sah an frischen Präparaten das Epithel der Uterindrüsen der Maus flimmern.

finden, vergeblich waren. Kurz vor Abschluß der Arbeit war ich so glücklich, an Schnittpräparaten (Formol-Alkoholfixierung, Celloidin-Paraffinmethode, Schnittdicke  $6 \mu$ ) ein ziemlich ausgebildetes Flimmerepithel in einer jeden Zweifel ausschließenden, den größten Skeptizismus überzeugenden Deutlichkeit zu finden. Der Uterus war parallel zur Längsachse geschnitten und enthielt mehrere Keimblasen des Stadiums der Fig. 2. An Schnitten, die das Uterusepithel genau quer treffen, sieht man dicht nebeneinander stehende, aber als Individuen wohl unterscheidbare, kurze, dicke Cilien. Die Länge derselben beträgt wenig mehr als  $2 \mu$  (gegen eine Cilienlänge von  $5-7 \mu$  in verschiedenen Tubenabschnitten). Die Dicke des Epithels beträgt etwa  $10 \mu$ . Die Flimmerhaare sitzen einem anscheinend einfachen Cuticularsaum auf. Man hat den Eindruck, daß die Cilien nirgends abfallen, sondern miteinander verkleben. An manchen Stellen sieht man nämlich deutlich den Cuticularsaum und über diesem einen zweiten, dickeren Saum, der aus teilweise oder ganz miteinander verklebten Härchen gebildet wird. Andre Stellen wieder zeigen einen einheitlichen, dicken Saum.

Diese Befunde bestärken mich in der Überzeugung, daß der Transport der Eier über die Länge des Uterushornes von Flimmerhaaren besorgt wird, die nur eine ganz kurze Zeit hindurch und nicht überall gleichzeitig bestehen. Die feine Regulation des Flimmerstromes, durch die die Eier in nahezu gleichen Interstitien abgesetzt werden, bleibt selbstredend vollkommen dunkel. Diese meine Auffassung steht in erfreulichem Einklange mit der MANDLS (19), welcher nach seinen Untersuchungen zu dem Schlusse kommt, daß das Epithel der Uterusschleimhaut bei Tieren nur zu gewissen, offenbar sehr beschränkten Zeiten flimmert.

Über die erste Reaktion des Uterus nach dem Eintritt des gefurchten Eies in das Cavum uteri gibt es verschiedene Angaben. Fast allgemein wird berichtet, daß, solange das Ei noch frei liegt, der Uterus noch keinerlei Veränderungen zeigt. Nach DISSE (5) aber bilden sich bei *Arvicola arvalis* in der Uterusmucosa schon zu dieser Zeit Riesenzellen. Ich habe derartiges bei der Ratte nicht beobachten können. Nach SOBOTTA und BURCKHARD besteht, wie bereits berichtet wurde, die erste Veränderung des Uterusepithels in einer Abplattung, die dort zustande kommt, wo das Ei die Uterusinnenfläche berührt. Ähnliches berichtet MELISSINOS. Ich möchte hier die Aufmerksamkeit auf einen Umstand lenken, den ich nirgends angeführt finde. Ich sehe bei der Ratte zu einer Zeit, da das Ei noch frei im Uterus liegt, eine weitgehende Neubildung von Capillaren. Die ganze Mucosa ist um diese Zeit von

einer sehr großen Anzahl anscheinend neugebildeter Blutgefäße durchzogen. unter denen manche sehr eng sind und auch dann kein Blut enthalten, wenn dafür gesorgt wurde, daß alles Blut im Körper zurückblieb.

Betreffs der *Zona pellucida* teilt SOBOTTA (31 und 32) mit, daß die Eier die *Zona* gelegentlich schon im Achtzellenstadium, häufig aber später verlieren, so daß manchmal Eier, die schon im Uterus sind, das Oolemm noch besitzen. Es handelt sich dann um Eier von 16 bis 18 Zellen. MELISSINOS hat nie Eier mit so wenig Furchungszellen im Uterus gefunden, versichert aber, daß die Eier bei ihrem Durchgang durch die eigen geformte Mündung der Tube zum Uterus eine *Zona pellucida* besitzen, die dann entweder bei der Wanderung durch die Tubenmündung oder später im Uterus abgestoßen wird. Angesichts dieser so lange dauernden Erhaltung des Oolemm will ich erwähnen, daß ich den Verlust derselben einmal schon im Zweizellenstadium beobachten konnte. Es handelte sich um drei nahe nebeneinander liegende, sonst anscheinend vollkommen normale Eier, deren Zonen gerissen waren und miteinander teilweise verklebt erschienen.

Die Gestalt der von den verschiedenen Autoren abgebildeten jungen Keimblasen ist sehr verschieden. So bildet z. B. DUVAL ovoide, dreieckige und auch einige kugelige Eier ab. Es ist selbstverständlich, daß hier oft die Präparation für die Form maßgebend war. Es dürfte auch mancher geneigt sein, ROBINSONS Angaben, denen zufolge die Längsachse des Eies erst größer ist und, nachdem sie dann kleiner geworden, schließlich wieder größer wird, darauf zurückzuführen, daß manche Präparate ROBINSONS stärker, andre aber weniger stark geschrumpft waren. SOBOTTAS Angaben über die Form des Eies wurden S. 247 wiedergegeben. Auch nach MELISSINOS sind jüngere Eiblasen annähernd kugelförmig, während ältere, die bereits ein Dotterentoderm gebildet haben, längsoval werden. Es taucht hier die Frage auf, ob nicht vielleicht die Eiform *in vivo* bis zu einem gewissen Grade von der Umgebung des Eies abhängig ist. Die dünnwandige, mit Flüssigkeit erfüllte Blastula ist wohl ein ungemein zartes Gebilde. Nach SOBOTTA, BURCKHARD, MELISSINOS u. a. soll nun dieses Gebilde auf das vergleichsweise robuste Uterusepithel einen »Druck« ausüben, der zur Abplattung desselben führt. Es ist in der Tat verlockend, die Mulde im Epithel, in der man das Ei liegen sieht, direkt oder indirekt mit dem Eindruck zu vergleichen, den ein schwerer Körper in einer weichen Masse erzeugt. Daß die Mulde im Epithel schwerlich durch Druck erzeugt wird, geht daraus hervor, daß zuweilen die Flimmerhaare noch erhalten sind,

wenn die Mulde bereits vorhanden ist (vgl. Fig. 2). Es scheint sich hier also eher um eine aktive Veränderung des Epithels zu handeln, das auf einen vom Ei ausgeübten »Reiz« reagiert. Die zarte Blastula dürfte nicht nur keine mechanischen Veränderungen des Epithels herbeiführen können, sondern im Gegenteil jeden Widerstand, dem sie auf ihrem Wege begegnet, mit einer Formveränderung beantworten. Sich selbst überlassen, nimmt eine frei im Uterushumen liegende Blastula die Kugelform an. Fig. 1 ist das Bild einer solchen Blastula; sie entspricht ungefähr den Fig. 3—4 von SOBOTTA. Im Bereiche des Daches kam es zu geringfügigen Schrumpfungen, die sich durch kleine Einknickungen der breiten und schmalen Zellen äußern. Die Gesamtform der Blase ist annähernd kugelig. Die etwas weiter entwickelte Keimblase der Fig. 2 lag in einer engen Bucht des Uterus. Sicherlich hatte diese Blastula in vivo nicht genau dieselbe Form wie im Präparate. Man betrachte aber einmal die Mulde, die doch sicher im lebenden Objekt entstanden ist. Diese langgestreckte Einziehung kann nicht durch eine kugelige Keimblase erzeugt worden sein, man wird also auch für die lebende Blastula eine oblonge Form annehmen müssen, die ihr nach der bisherigen Auffassung in diesem Stadium — es hat sich das Dotterentoderm noch nicht differenziert — noch nicht zukäme. Ich sah auch Blastulae, die nicht wie die der Fig. 2 unter Verlängerung der späteren Längsachse des Keimes, sondern unter Verlängerung einer auf dieser normalen Achse abgeplattet sind. Meiner Meinung nach ist daher die Form der Blastulae nicht unabhängig von der Gestalt der Uterusbucht, in die der Flimmerstrom die Blastulae hineintrieb. Vielleicht lassen sich die späteren Varianten in der Gestalt des Keimes mit der jeweils von der Blastula angenommenen Form in Zusammenhang bringen.

SOBOTTA beschreibt am antimesometralen Ende der Keimblasen große Zellen, die man vom 6. Tage an findet, die er, wie berichtet wurde, als Riesenzellen bezeichnet. »Diese Zellen der äußeren Begrenzungshaut der Keimblase« scheinen sich nach SOBOTTA »zu ihrer starken Größe auszubilden, um als Haftorgane der Keimblase zu dienen und diese in situ zu erhalten.« Ferner vermutet SOBOTTA, daß die Riesenzellen die mütterlichen Capillaren arrodieren und die für die Ernährung des Eies wichtigen Blutextravasate erzeugen. Es muß hier gleich bemerkt werden, daß die ungemein auffälligen Riesenzellen der Muriden nicht vom Embryo, sondern von der Mutter stammen. Auch DUVAL leitete die Riesenzellen vom Embryo ab. DUVAL unterschied am antimesometralen Pole der Keimblase abgeplattete Zellen und Riesenzellen.

Die ersteren verschwinden und an ihre Stelle tritt die »cuticule ectodermique«, an deren Außenseite die Riesenzellen liegen. Aber auch der Ectoplacentarconus soll nach DUVAL befähigt sein, Riesenzellen zu erzeugen. SELENKA (29) hält die Riesenzellen für große Bindegewebszellen und hat, insofern als er sie als Zellen mütterlicher Herkunft ansah, das Richtige getroffen. Die neuen Arbeiten von KOLSTER und DISSE scheinen mir in unwiderlegbarer Weise zu zeigen, daß die Riesenzellen umgewandelte Deciduaellen sind. Zu demselben Schlusse gelangt auch PUJIULA (22) in einer jüngst erschienenen, in diesem Institut durchgeführten Arbeit. Ebenso leiteten TAFFANI (34) und NUSBAUM die Riesenzellen von der mütterlichen Mucosa ab.

Es kann nun nicht bestritten werden, daß man am antimesometralen Ende der Keimblase solche Zellen findet, wie sie SOBOTTA abbildet. Nach dem Studium meiner Präparate von der Ratte glaubte ich längere Zeit hindurch mit der Möglichkeit rechnen zu müssen, daß wenigstens ein Teil der Riesenzellen vom Embryo geliefert wird, und war bestrebt, Übergänge der relativ kleinen Zellen der Keimblasenwand in die bis über 200  $\mu$  großen Riesenzellen aufzufinden. Allein, niemals zeigten sich die gesuchten Zwischenformen, wie es auch unmöglich war, Beweise für eine Abwanderung von Zellen des Embryo zu erbringen. Man müßte wohl auch Teilungsvorgänge an den Riesenzellen wahrnehmen können, stammten sie wirklich vom Embryo. Die großen Zellen der Keimblasenwand sind nämlich in sehr geringer, die Riesenzellen hingegen in sehr großer Anzahl vorhanden. Andererseits aber fand ich an zahlreichen Präparaten Stellen, aus denen klar hervorgeht, daß Deciduaellen zu Riesenzellen werden. Allerdings konnte ich im Gegensatz zu DISSE, der an der Feldmaus arbeitete, das Entstehen der Riesenzellen zu einer Zeit, da das Ei noch frei im Uterus liegt, nicht beobachten. Dagegen zeigt die Maus nach den Beobachtungen PUJULAS ein gleiches Verhalten wie *Arvicola arvalis*. Was die Deutung der großen Zellen betrifft, die aus den Zellen der Keimblase hervorgehen, um alsbald wieder zu verschwinden, scheint mir MELISSINOS' Erklärung sehr plausibel, der zufolge sich auf geschrumpften Keimblasen manchmal die Kerne des mesometralen Abschnittes en face und nicht en profil zeigen, weshalb dann die abgeplatteten Zellen stark vergrößert erscheinen. Riesenzellen, wie sie DUVAL und SELENKA abbilden, sah ich ebensowenig wie SOBOTTA und KOLSTER. Diese beiden Autoren glauben, daß hier die Fixierungsmittel DUVALS und SELENKAS verhängnisvoll waren. Nach KOLSTER entstehen die Riesenzellen der weißen Maus aus Zellen der subepithelialen Schicht, die sich enorm vergrößern. Dadurch, daß

in der späteren Zeit der Entwicklung peripher immer neue Riesenzellen entstehen, während solche in der Nähe des Keimes untergehen, verdünnt sich die ursprünglich dicke Schleimhautkapsel um den Keim. Die Riesenzellen nehmen nach KOLSTER Fett und die Zerfallsprodukte der Erythrocyten auf. Nach DISSE kommen als Bildungsstätte der »decidualen Makrophagen«, so nennt er die Riesenzellen, verschiedene Bezirke der Mucosa in Betracht. Nach DISSES Untersuchungen sind die Riesenzellen befähigt, amöboide Bewegungen auszuführen, Blutlacunen zu arrodieren, ungeheure Mengen von Symplasma aufzufressen und rote Blutzellen aufzunehmen. Die in weiterer Entfernung vom Keim entstehenden Riesenzellen gelangen auf dem Wege der Blutbahn zum Ei.

Ich sehe bei der Ratte die Riesenzellen am 6.—7. Tage in der unmittelbaren Nähe des Keimes aus Deciduazellen entstehen. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgt, doch beobachtete ich ebenfalls die Arrosion von Blutgefäßen und die Aufnahme von roten Blutkörperchen.

Nach dieser Abschweifung vom eigentlichen Thema kehre ich zum weiteren Studium des Keimes zurück, dessen Entwicklung bis zum Auftreten der Proamnionhöhle bereits besprochen wurde.

## Über die Gestalt des Keimes nach dem Auftreten der Proamnionhöhle.

### Literatur.

Im großen und ganzen stimmen alle Autoren, die sich mit der Entwicklung der Muriden beschäftigt haben, darin überein, daß nach Ablauf der Vorgänge, die auf S. 247—249 beschrieben wurden, ein Gebilde entsteht, von dessen gröberen Umrissen die schematische Textfig. 1 eine Vorstellung gibt.

Allein, bereits um diese Zeit der Entwicklung oder wenig später zeigt der ganze Keim, besonders aber der Eicylinder, noch eine feinere Modellierung, über die nun von den verschiedenen Autoren verschiedenes berichtet wird.

So zeichnet SELENKA (29) in seinen Fig. 18 und 19 Vorsprünge des Ectoderms, die die Proamnionhöhle einschnüren. Diesen Einschnürungen entsprechen an der der Dottersackhöhle zugewendeten Fläche des Eicylinders seitliche Einziehungen des Ectoderms. SELENKAS Fig. 20, die ein etwas älteres Stadium betrifft, zeigt gar drei Vorsprünge des Ectoderms in das Innere der Proamnionhöhle. Die Zellen, die die Eikuppe bilden, sind bis zur ersten Einschnürung dunkler gefärbt. Dieser Bezirk wird als »glockenförmiger Fruchthof« bezeichnet, dessen intensivere Färbung ein Ausdruck der hier beschleunigten Zellver-

mehrung sein soll. In SELENKAS (30) Schema 64, das einen Rattenkeim darstellt, sieht man bloß eine Einschnürung der Proamnionhöhle. Die ihr entsprechende Erhebung wird bereits als Amnionfalte bezeichnet. Sie liegt in einem schwarz gehaltenen Bezirk, der noch eine Strecke weit über die Erhebung hinaus sich gegen den Ectoplacentalconus zu erstreckt, im Bezirke des »formativen Ectoderms«. Auch spricht SELENKA von einer zweiten Falte, die später wieder verschwindet. Ich glaube, daß einige dieser abgebildeten und beschriebenen Falten Kunstprodukte sind, so daß es sich im allgemeinen kaum lohnen dürfte, eine Deutung dieser Gebilde zu versuchen. Bloß seine Fig. 31, Taf. XIV, macht mir einen Vertrauen erweckenden Eindruck. Dieser Keim zeigt eine einzige Vorbuchtung des Ectoderms, und zwar an jener Stelle, die der einstigen Grenze der beiden Ectodermabschnitte entspricht.

Eine ähnliche circuläre Falte beschreibt ROBINSON in seiner Fig. 13. Nach ihm bezeichnet sie die Grenze, wo sich die beiden Ectodermhöhlen vereinigten. Der Teil des Ectoderms, der dem Ectoplacentalconus angehörte, bleibt von dem andern insofern verschieden, als er sich mit Karmin weniger stark tingiert. Auch ist nach ROBINSON das Ectoderm der antimesometralen Seite dicker als das der mesometralen.

Nach SOBORTA ist das Ectoderm einheitlich gebaut. Der Eicylinder zeigt drei deutliche Einschnürungen. Erstens eine Furche, die den Rest der einstigen Trennung der gesamten Zellmasse darstellt; eine zweite Furche befindet sich dort, wo die Höhlung des Cylinders aufhört, eine dritte ist mesometralwärts von dieser gelegen. SOBORTAS Fig. 15 zeigt rechts drei, links sogar vier Einziehungen der Wand des Eicylinders. Wahrscheinlich gilt auch hier zum Teil das, was bezüglich der Bilder SELENKAS bemerkt wurde.

Nach MELISSINOS bleibt die Unterscheidung des früheren antimesometralen Abschnittes des Cylinders vom mesometralen immer leicht, sei es durch eine klare Grenzlinie oder eine an der Peripherie des visceralen Dotterblattes befindliche Furche. MELISSINOS unterscheidet drei Buckel am Eicylinder, die alle durch die Spezifität des Ectoderms gekennzeichnet sind. Der antimesometrale Buckel soll »cylinder-pyramidale« oder »polygonal-pyramidale« Zellen besitzen, der mittlere »kubisch polygonale«, der dritte polygonale Zellen. Zwischen dem ersten und zweiten, diesem und dem dritten Buckel bildet MELISSINOS zwischen Ectoderm und Dotterentoderm gelegene Spalten ab, von denen die mesometralste (»prismatischer Raum«) auch bei der Bildung des Mesoderms eine Rolle spielt. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß diese Spalten Artefacta sind.

### Eigene Untersuchungen.

Bezüglich der feineren Modellierung des Ectodermcylinders dürfte es oft schwer sein, zu entscheiden, ob ein Vorsprung, eine Leiste oder eine Einziehung als Kunstprodukt, vorübergehende Erscheinung ohne erkennbare Bedeutung oder individuelle Modifikation gedeutet werden muß. Ich möchte daher nur auf zwei Punkte die Aufmerksamkeit lenken. Erstens darauf, daß man, wenigstens bei der Ratte, regelmäßig eine Ectodermpartie unterscheiden kann, die, wie SELENKA und ROBINSON angeben, sich durch ihre stärkere Färbung vom übrigen Ectoderm unterscheidet. Diese so gekennzeichnete Partie ist der antimesometrale, zeitweilig vom mesometralen getrennte Ectodermabschnitt (das primäre embryonale Ectoderm, s. S. 250). Zweitens darauf, daß das mesometrale Ende dieses Abschnittes nach dem Entstehen der Proamnionhöhle eine in das Innere der Proamnionhöhle circular vorspringende Erhebung bildet, die noch vorhanden ist, wenn das Mesoderm auftritt und sich an der Amnionbildung beteiligt.

Die erste Tatsache soll durch Fig. 3 illustriert werden, die ein Stadium der Ratte betrifft, das in der Entwicklung etwas weniger weit vorgeschritten war als das Original von SOBOTTAS Fig. 14. Der Keim wurde  $6\frac{3}{4}$  Tage nach dem letzten Coitus dem Uterus entnommen, in Formol-Alkohol fixiert und nach Celloidineinbettung verarbeitet. Die antimesometrale Höhle des Cylinders besitzt ein unregelmäßig gestaltetes Lumen, das von cylindrischen Zellen begrenzt wird, deren Kerne mehr oder weniger alternieren. Die mesometrale Höhle besteht in Form einer kleinen Lücke. Antimesometralwärts von ihr sieht man einige kleine Spalträume, die die Richtung bezeichnen, in der sich das Lumen dieses Abschnittes bildet. Der Schnitt zeigt nun sehr deutlich, daß sich die Zellen, die die antimesometrale Höhle so begrenzen, daß die alte Kugel- oder Eiform dieses Teiles noch zu erkennen ist — das primäre embryonale Ectoderm —, intensiver färben wie die Zellen des mesometralen Abschnittes oder die des Ectoplacentarconus — das extraembryonale Ectoderm —. Die Kerne zeigen keinerlei Unterschied in der Färbung, wohl aber das Plasma, das im antimesometralen Teile von dichterem Struktur zu sein scheint. Außen umgibt den Eicylinder das viscerele Dotterentoderm, das ihm überall unmittelbar anliegt. Abhebungen dieses Blattes, wie sie die Bilder von SOBOTTA, MELISSINOS und den älteren Autoren zeigen, gibt es hier nicht. Ich fand Abhebungen nur an Paraffinpräparaten oder an zu rasch eingebetteten Celloidinobjekten. Während in SOBOTTAS Fig. 14, die, wie erwähnt, ein nur

wenig entwickeltes Stadium der Maus betrifft, das Dotterentoderm am antimesometralen Pole des Cylinders bereits niedrig ist, ist es auf meiner Fig. 3 noch ziemlich hoch. Lateralwärts wird das Dotterentoderm allmählich höher, am mesometralen Ende des Cylinders geht es in das parietale Blatt über, das in Form von weit auseinander liegenden Zellen die Ectodermmembran bedeckt. Die Einschnürung des Eicylinders ist gegen die Dottersackhöhle durch das viscerele Dotterentoderm fast vollkommen ausgeglichen. Hervorzuheben ist, daß die differente Färbung der beiden Abschnitte des Eicylinders an Celloidinpräparaten weit deutlicher ist, als an Paraffinpräparaten.

Um die in das Innere der Proamnionhöhle vorspringende circuläre Falte zu demonstrieren, die vom mesometralen Ende des primären embryonalen Ectoderms gebildet wird, verweise ich auf meine Fig. 4. Da dieses Bild, das einen Rattenkeim vom Ende des 7. Tages betrifft, später etwas eingehender besprochen werden muß, sei vorläufig vom Mesoderm ganz abgesehen und nur auf das Ectoderm hingewiesen. Man erkennt in diesem nur in seinen wichtigsten Abschnitten wiedergegebenen Präparate, dem dunkler gefärbten antimesometralen Ectodermabschnitt, das primäre embryonale Ectoderm. Infolge seines plötzlichen Überganges in den aus mehr kubischen Zellen bestehenden, heller gefärbten Abschnitt bildet er links (Kopfseite des Embryo) und rechts (Schwanzseite des Embryo) eine Art Absatz, wodurch jederseits ein kleiner, in das Innere der Proamnionhöhle vorspringender Wulst entsteht. Nach außen, gegen die Dottersackhöhle zu, entsteht, entsprechend dem Wulste, eine Einziehung der Wand des Eicylinders (links deutlicher als rechts, wo bereits Mesodermzellen liegen), die aber durch das viscerele Blatt des Dotterentoderms vollständig ausgeglichen wird. Diese Absetzung des primären embryonalen Ectoderms gegen das extraembryonale fand ich in vielen verschiedenen Serien von Stadien, die noch kein Mesoderm enthielten, aber auch von solchen, in denen sich das Mesoderm bereits gebildet hatte. Das war die einzige konstante, bald stärker, bald schwächer ausgeprägte Einschnürung der Proamnionhöhle. Es gibt Keime, die diese circuläre Erhebung nicht als ringförmig geschlossenen, sondern als an einer Seite, und zwar der späteren Kopfseite, unterbrochenen Wall zeigen, wie dies z. B. in der später zu besprechenden Fig. 5 *b* der Fall ist, die ein etwas älteres Stadium betrifft. Sicherlich hat diese Falte anfänglich nichts mit dem Mesoderm zu tun, was auch Fig. 4 beweist, an deren linker Seite (Kopfseite des Embryo) ja noch gar kein Mesoderm gelegen ist.

## Das Mesoderm und die Bildung des Amnion.

### A. Das Mesoderm.

#### Literatur.

Die nächsten wichtigen Veränderungen, die den Keim betreffen, sind die Bildung des Mesoderms und die Zerschnürung der Proamnionhöhle in die Amnionhöhle und die Ectoplacentarhöhle. Bezüglich des Mesoderms gehen die Ansichten der Autoren ziemlich weit auseinander. Als Quellen des Mesoderms erscheinen bei den verschiedenen Beobachtern alle Teile, die in Betracht kommen können, entweder einzeln oder miteinander kombiniert: der antimesometrale Abschnitt des Ectoderms, der mesometrale und das Dotterentoderm.

Nach KUPFFER (16) erscheint bei *Arvicola arvalis* das Mesoderm in der Umgebung einer Bucht, die sich an einer Stelle der Peripherie des Fruchthofes bildet und als blinde Ausstülpung des Ectoderms gegen die Höhle des Dottersackes aufzufassen ist. Diese Bucht soll die Anlage der Allantois sein. Aus KUPFFERS schematischer Abbildung, die einen Haufen weder mit dem Ectoderm noch mit dem Entoderm in unmittelbarer Verbindung stehender Mesodermzellen zeigt, läßt sich mit Sicherheit bloß entnehmen, daß die erwähnte Ausbuchtung nicht die Anlage der Allantois ist.

Nach SELENKA (29) tritt an jener Stelle des Keimes, wo die Primitivrinne erscheint, zunächst eine Zellwucherung des Ectoderms in Form einer Platte auf, die sich in einen Spaltraum, der nach SELENKAS Meinung zwischen Ectoderm und Entoderm liegt, hineindrängt. Die ersten Anfänge der Mesodermentwicklung konnte SELENKA nicht erkennen. Nach Befunden an älteren Keimen beschreibt er eine Ausstülpung des Ectoderms gegen das viscerele Dotterentoderm zu, von dessen »Außenrande sich eine breite Platte in den Raum zwischen Ectoderm und Entoderm erstreckt, welche das Ectoderm mantelartig umwächst.« Gegen den Ectoplacentarconus zu soll gleichzeitig »aus dem äußeren hinteren Umschlagsende der Primitivrinne« die Allantois als Knospe hervorzuwachsen. Die Primitivrinne geht allmählich in ein grubenförmiges Gebilde über und verstreicht bald völlig bis auf eine gegen die Allantois Knospe hin sich erstreckende flache Tasche, die in der Medianlinie direkt an das Entoderm grenzt und mit diesem verwachsen ist. Ausdrücklich wird bemerkt, daß ein *Canalis neurentericus* nicht vorhanden ist.

Wenn auch SELENKAS (29) Fig. 21 und 25 ältere Stadien betreffen, die bereits einen langen Primitivstreifen besaßen, so zeigen sie doch

trotz erheblicher technischer Mängel, daß SELENKA über den Primitivstreifen der Maus zu unzweideutigen Befunden zu gelangen vermochte. Sehr klar sind seine Fig. 26—28. SELENKA hebt auch hervor, daß nach dem Auftreten des Mesoderms eine Orientierung des Keimes gegeben ist.

DUVAL läßt aus einer Verdickung des visceralen Dotterentoderms eine Zellschicht hervorgehen, die mit dem einen Ende mit dem Entoderm, mit dem andern mit dem Ectoderm zusammenhängt. Er vermutet, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie beim Hühnchen in der Gegend des Primitivstreifens. Seltsamerweise fährt er aber fort: »Mais il ne nous a pas encore été donné, faute de matériaux, d'étudier ce que peut être la ligne primitive chez la souris.« Daß DUVAL SELENKAS Arbeit nicht gekannt hat und über den Primitivstreifen ganz im unklaren blieb, geht daraus hervor, daß er ausdrücklich betont, daß in seinen Fig. 94 und 95, in denen er die Entstehung des Mesoderms erläutert, eine Orientierung des Embryo nicht möglich ist. Er fühlt sich sehr versucht, anzunehmen, daß der Ort, wo das Mesoderm entsteht, der zukünftigen vorderen Seite des Embryo angehört. Eine Orientierung des Keimes wird nach ihm erst dann möglich, wenn die Allantoisanlage aufgetreten ist.

CHRISTIANI scheint geneigt zu sein, das Mesoderm ausschließlich vom Ectoderm abzuleiten, sagt aber: »... ces cellules semblent être d'abord très adhérentes à l'ectoderme, mais on n'en peut pas dire autant de l'endoderme; cependant, sur quelques coupes, cette adhérence est très évidente«. CHRISTIANIS Fig. 45 und 47 entsprechen ungefähr SELENKAS Fig. 28 und 27, sie zeigen zwei seitliche Mesodermstreifen im Zusammenhange mit dem Ectoderm.

Nach ROBINSON erscheint das Mesoderm bei Ratte und Maus im letzten Teile des 8. Tages »round the margin of the epiblast where it is in apposition with the trophoblast.« Leider ist die Fig. 14, auf die verwiesen wird, eine schematische Figur, in der das Mesoderm von der mesometralen Vorwölbung des embryonalen Ectoderms als lange Punktreihe zu sehen ist, die bis zu einem nahe dem antimesometral gelegenen Pole des Ectodermeylinders befindlichen Canalis neurentericus reicht. Über spätere Stadien der Mesodermentwicklung bringt ROBINSON eine große Reihe von zum Teil sehr instruktiven Quer- und Längsschnitten.

Etwas näher sei nun auf die Arbeit von MELISSINOS eingegangen, da hier nach der Versicherung des Autors der Ursprung des Mesoderms eingehend und mit großer Vorsicht studiert wurde. Nach MELISSINOS

entwickelt sich das Mesoderm bei Maus und Ratte am 7. Tage, nach der Teilung des Eicylinders in einen das embryonale Ectoderm liefernden, antimesometralen und einen undifferenzierten, mesometralen Abschnitt. Das viscerele Dotterblatt (ROBINSONS und JENKINSONS Hypoblast) könne als Mesodermbildungsstätte nicht in Betracht kommen. »Ferner entsteht es nicht aus dem zum Ectoderm umgewandelten Teile des Eicylinders, wie FRASER (8) und SELENKA usw. angeben, sondern aus anderer Quelle; aber woher?« Bei einer sorgfältigen Revision seiner Präparate beobachtete MELISSINOS auf der äußeren Oberfläche des mittleren Buckels (vgl. S. 258) des Eicylinders und an dessen Vereinigung mit dem antimesometralen Buckel zwei bis fünf Zellen, die, vom mittleren Buckel losgelöst, sich in den kleinen prismatischen Raum (erste oder antimesometrale Einschnürung) und dem visceralen Dotterblatt einlagern. Die Textfigur, die dies illustrieren soll, zeigt nun einen in sagittaler Richtung durchschnittenen Keim mit bereits weit entwickeltem Mesoderm, das im Bereiche des Primitivstreifens über 20 Mesodermzellen erkennen läßt. Gegenüber einer mächtigen Schwanzfalte des Amnion sieht man an der Kopfseite des Embryo, trotz der hier sehr undeutlichen Zeichnung, einen Spalt zwischen dem Ectoderm und dem visceralen Blatte des Dotterentoderms, in dem ebenfalls einige Zellen liegen. Derartige Bilder erhält man, wie ich versichern kann, wenn man Stadien, deren Mesoderm bereits im fortgeschrittenen Wachstum sich befindet, sagittal durchschneidet. »In andern meiner Präparate«, schreibt MELISSINOS, »gab es bis zu neun Zellen«. — Die Fig. 38, auf die hier verwiesen wird, erkennt jeder, der mit den Verhältnissen nur einigermaßen vertraut ist, als Bild eines Schnittes durch einen Keim mit weit entwickeltem Mesoderm, der so geführt ist, daß die beiden seitlichen Mesodermflügel annähernd symmetrisch getroffen werden. Nun weiß jeder, daß diese weder mit dem Ectoderm noch mit dem Mesoderm in direktem Zusammenhange stehen. Daher wird MELISSINOS Behauptung, daß das Mesoderm seiner Fig. 38 mit den Zellen des mittleren Buckels vereinigt ist, wenig Glauben finden. Auf dieselbe Linie mit den Stadien seiner Textfig. 5 und der Fig. 38, die Mesoderm bereits an zwei einander gegenüberliegenden Stellen des Keimes enthielten, stellt MELISSINOS seine Textfig. 6 und 7 (»In andern Präparaten gab es bis zu neun Zellen. Fig. 38 und Textfig. 6 und 7«), die offenbar weit jüngere Stadien betreffen. Ganz im Einklange mit der Beschreibung einer lateral gelegenen Bildungsstätte des Mesoderms (Fig. 38) nennt MELISSINOS den Primitivstreifen nicht ein einziges Mal.

### Eigne Untersuchungen.

Indem ich nach diesem Literaturbericht an die Schilderung des ersten Auftretens des Mesoderms herantrete, ist es vielleicht angezeigt, vorerst den Leser durch ein Totopräparat über die Gestalt des Ectodermeylinders, der noch die Proamnionhöhle enthält, den Primitivstreifen aber bereits gebildet hat, zu orientieren.

Fig. 5a ist das Bild eines Keimes vom Anfang des 8. Tages, dessen größte Länge — die peripheren lockeren Zellverbände des Ectoplacentarconus brechen bei der Präparation natürlich ab —  $1\frac{1}{4}$  mm betrug. Die Eikammer wurde in Formol-Alkohol fixiert, der Keim unter Entfernung des parietalen Blattes des Dotterentoderms und der ihm aufliegenden Membran aus der Decidua auspräpariert. Die beiden Fortsätze bei \* zeigen die Stelle, wo die äußere Wand des Dottersackes abgerissen ist. Man sieht also lediglich den Eicylinder mit dem Ectoplacentarconus. Da der im Alkohol liegende Keim bei auffallendem wie bei durchfallendem Lichte eine nur undeutlich abgeteilte Höhlung erkennen ließ, wurde er schwach mit Hämatoxylin gefärbt, in Cedernöl aufgehellt und bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Diese nötige Aufhellung trägt Schuld an der geringen Plastik des Bildes.

Wie man sieht, ist der Ectodermeylinder ein bilateral-symmetrisches Gebilde, dessen Symmetrie durch keinerlei einseitige Einziehung oder Ausstülpung einer Wand gestört war. Die Proamnionhöhle ist sanduhrförmig. Ihr oberer, dem Ectoplacentarconus zu gelegener Teil ist heller, der untere etwas dunkler. Die Wand des oberen Teiles wird nämlich von dem dünneren extraembryonalen Ectoderm und dem diesem anliegenden visceralen Blatte des Dotterentoderms gebildet, die Wand des unteren Teiles aber von dem bedeutend dickeren embryonalen Ectoderm und abgesehen vom Entoderm teilweise bereits vom Mesoderm. Entsprechend dieser dickeren Wandung erscheint der antimesometrale Teil der Proamnionhöhle dunkler als der mesometrale. Die an den Ectoplacentarconus grenzende Wand der Proamnionhöhle ist von einem zarten Schatten bedeckt, der durch Zellen des Ectoplacentarconus, die dem angrenzenden Teil des Dottersackes aufliegen, verursacht wird. Im mesometralen Abschnitte der Proamnionhöhle sieht man einen hellen, ganz leicht S-förmig gekrümmten Streifen, den Primitivstreifen. Man sieht also in Fig. 5a die hintere Fläche der Embryonalanlage. Die rechte Seite der Zeichnung entspricht daher der linken Körperseite des künftigen Embryo. Das Vorderende des Primitivstreifens liegt daher antimesometralwärts (unten), das Hinterende

mesometralwärts (oben), an dem dunklen, in die Proamnionhöhle vorspringenden Höcker. Über das Vorderende des etwa  $\frac{1}{5}$  mm langen Primitivstreifens konnte ich nichts eruieren, da es schwierig war, den zarten, sehr zerbrechlichen Keim entsprechend zu neigen. Hinten endigt der Primitivstreifen unvermittelt an dem erwähnten Höcker.

Ein Querschnitt, der etwa durch die Mitte des Primitivstreifens dieses Stadiums ginge, sieht so aus, wie dies die Fig. 26 und 27 von SELENKA (29), die Fig. 45 von CHRISTIANI und etwa die Fig. 14h von ROBINSON zeigen. Meine Fig. 6 ist das Bild eines Querschnittes durch den Primitivstreifen eines Keimes, der sich vom Original der Fig. 5 nur dadurch unterschied, daß die Einschnürung der Proamnionhöhle etwas stärker ausgeprägt war. Der Keim war in Celloidin eingebettet und wurde nach sorgfältig bestimmter vertikaler Einstellung in der Richtung vom antimesometralen Ende gegen den Ectoplaeentareonus zu quer geschnitten. Das Lumen der Proamnionhöhle ist fast dreieckig. Der spitze Winkel des Dreieckes ist der Boden der Primitivrinne. Das Ectoderm steht in direktem Zusammenhange mit zwei Mesodermzungen, die gegen die der Primitivrinne gegenüberliegende Seite zu auswachsen. Das viscerele Blatt des Dotterentoderms ist an der Seite der Primitivrinne und lateralwärts dick, um dann viel dünner zu werden. Aus solchen Querschnitten geht vollkommen klar und eindeutig hervor, daß der Primitivstreifen auch bei Tieren mit Entypie des Keimes die Quelle des Mesoderms ist.

Das erste Auftreten des Mesoderms beobachtete ich an Keimen vom Ende des 7. Tages. Die ersten Mesodermzellen liegen im Bereiche der vom mesometralen Ende des stärker färbbaren primären embryonalen Ectoderm gebildeten Falte. Es kommt hier eine ganz bestimmte Stelle in Betracht, die dort liegt, wo sich später das hintere Ende des Primitivstreifens befindet. Geeignete Schnitte erhielt ich, wenn parallel dem ausgespannt gedachten Mesometrium geschnitten wurde.

Die Zellen des mesometralen Endes des embryonalen Ectoderms sind auf Fig. 4 durch ihr dunkleres Plasma ausgezeichnet. Die Färbung der mesometral von diesen gelegenen Zellen des niedrigeren übrigen Ectoderms ist blässer. Zwischen dem visceralen Dotterentoderm und dem dunkler gefärbten primären embryonalen Ectoderm liegen nun drei Zellen, die sich zwischen diese beiden Schichten einschieben. Ihr Plasma ist etwas heller gefärbt, wie das der übrigen Zellen des primären embryonalen Ectoderms. Daß diese Zellen wirklich Mesodermzellen sind, wird dadurch sehr wahrscheinlich, daß man bei gleicher Schnittrichtung in entwickelteren Stadien an derselben Stelle bereits

viele Zellen sehen kann, die auch weiter antimesometralwärts mit dem embryonalen Ectoderm in enger Beziehung stehen und man dort schließlich den ausgebildeten Primitivstreifen findet. Ein Bild wie die Fig. 4 geben nur drei Schnitte der  $6\ \mu$  dick geschnittenen Celloidin-Paraffinserie.

Bezüglich der Gestalt der vom Primitivstreifen auswachsenden Mesodermklappen verweise ich auf die Fig. 5a und 5b. Die beiden medianwärts vorspringenden Höcker, die die Proamnionhöhle einschnüren, bestehen aus Ectoderm und Mesoderm. Die Gipfel der Höcker entsprechen der bereits vor dem Auftreten des Mesoderms vorhandenen circulären Falte, die jetzt durch das Auswachsen des Mesoderms weiter in das Innere der Proamnionhöhle vorgetrieben wird; man sieht, wie in der Falte das dickere embryonale Ectoderm in das dünnere extraembryonale Ectoderm übergeht. Das viscerele Blatt des Dotterentoderms erscheint als homogene, stark durchscheinende Schicht, das Mesoderm leicht gekörnt, das Ectoderm als dickste, daher dunkelste Schicht. Fig. 5b, die den Keim in linker Seitenansicht darstellt, läßt ungefähr erkennen, wie weit sich das Mesoderm, das flügelartig zwischen Ectoderm und Entoderm hineinwächst, erstreckt. Die Lage des Objektes der Fig. 5b war eine derartige, daß die Mesodermflügel der beiden Seiten sich deckten und in ihrer Schattenwirkung verstärkten. Dem Gipfel des mächtigen Höckers, der in Fig. 5b sichtbar ist, entspricht in der Vorderansicht *a* der scharf umschriebene, kleine Schatten in der Einschnürung der Proamnionhöhle. In der Seitenansicht *b* verschwinden die seitlichen Höcker vollkommen, was natürlich ist, da es sich hier um halb durchsichtige, einseitig und teilweise verdickte Platten handelt, die bei durchfallendem Lichte von der nicht verdickten Seite her gesehen sind. Eine Falte oder Erhebung an der dem Primitivstreifen gegenüber liegenden Seite des Eicylinders müßte bei der Stellung und Beleuchtung der Fig. 5b sichtbar werden. Ein derartiges Gebilde fehlt hier (vgl. S. 260).

Die beiden lateralen Höcker können als Seitenfalten, der hintere als Schwanzfalte des Amnion bezeichnet werden. Durch das Vorrücken dieser Erhebungen gegen die Längsachse des Ectodermcylinders und ihr Zusammenfließen zu einem Walle wird nämlich eine Teilung der Proamnionhöhle in Amnionhöhle und Ectoplacentarhöhle herbeigeführt. Die Schwanzfalte enthält das Mesoderm, aus dem die Allantois hervorgeht.

Bezüglich der erwähnten Querschnittserie, von der ein Schnitt in der Fig. 6 abgebildet ist, wäre noch zu erwähnen, daß bereits der

zweite Schnitt, der den zur Amnionhöhle werdenden Abschnitt der Proamnionhöhle eröffnete, alle drei Keimblätter im Zusammenhange zeigte. Diese Verbindung bleibt durch eine Strecke von etwa 80  $\mu$  nachweisbar. Sie betrifft die Schmitte durch jenen Teil der Primitivrinne, der früher als Vorderende derselben bezeichnet wurde. Ein knotenähnliches Gebilde ist nicht nachweisbar.

Was nun den Kopffortsatz betrifft, so könnte man sich a priori vorstellen, daß er, infolge der eigentümlichen, U-förmigen Krümmung der Embryonalanlage gegenüber dem Primitivstreifen gelegen sein muß. Diese Vorstellung wäre um so mehr berechtigt, als man ja tatsächlich sieht, daß sich später die Medullarfalten der Seite des Primitivstreifens gerade gegenüber erheben.

Der Kopffortsatz läge dann also parallel oder annähernd parallel dem Primitivstreifen unter dem Ectoderm der vorderen Seite des antimetralen Abschnittes der Proamnionhöhle als ein Gebilde, das durch den Zusammenhang des Mesoderms und des Entoderms charakterisiert wäre. Serien, welche das in Fig. 5 gezeichnete Stadium betreffen, zeigen jedoch an dieser Stelle noch kein Mesoderm. Es ist demnach zu dieser Zeit noch kein Kopffortsatz angelegt.

Ein weiter entwickelter Keim, dessen Totalansicht Fig. 10 ist, zeigt aber an analoger Stelle, daß nun auch gegenüber dem Primitivstreifen Mesoderm in Vereinigung mit dem Entoderm steht. Auf Fig. 7 sieht man, daß einerseits im Bereiche des vorderen Endes des Primitivstreifens alle drei Keimblätter miteinander verbunden sind, dieser Stelle gegenüber aber Mesoderm und Entoderm in Verbindung stehen. Denkt man sich die im medianen Sagittalschnitte U-förmig erscheinende Embryonalanlage auf eine Ebene ausgebreitet, so erhält man ein Bild, das ungefähr dem entspricht, das man sonst zu sehen gewohnt ist; der Kopffortsatz bildet die scheinbare Fortsetzung des Primitivstreifens. ROBINSON hat in seinen Fig. 15*F* und 15*G* Bilder gegeben, die meiner Fig. 7 ähnlich sind. Auch an seinen Abbildungen sieht man das im Bereiche des Primitivstreifens in Ecto- und Entoderm übergehende Mesoderm seitlich als selbständige, durch Spalten vom Ectoderm und Mesoderm abgegrenzte Schicht, die aber gegenüber dem Primitivstreifen mit dem Entoderm zu einer einzigen Schicht verschmilzt. Daß ROBINSON mit seinen Befunden nichts anzufangen wußte, geht aus seiner Behauptung: »There is no „Kopffortsatz“ of the primitiv streak« hervor. Hier will ich nicht unerwähnt lassen, daß ich außerstande bin, einen Canalis neurentericus bei der Ratte nachzuweisen. ROBINSON bildet in seinen Fig. 14 und 14*A*, 15 und 15*D*, die sämtlich Sagittal-

schnitte darstellen, einen Canalis neurentericus ab, der als schmales, teilweise spaltförmiges Röhrechen eine Verbindung zwischen dem amniotischen Abschnitte der Proamnionhöhle und der Dottersackhöhle darstellt. Da viele Präparate ROBINSONS, nach den Abbildungen zu schließen, sehr schlecht erhalten waren, kann der Verdacht, daß es sich hier um Artefacte handelt, nicht unbegründet erscheinen.

An älteren Stadien (vgl. meine Fig. 18) sehe ich, daß das Entoderm in keinerlei Verbindung mehr mit dem Mesoderm steht. So erkennt man denn, daß nach Ablauf des Prozesses, der Mesoderm und Dotterentoderm in Verbindung gebracht hat, das nun vorhandene axiale Entoderm, aus dem die Chorda hervorgeht (vgl. Fig. 18), eine andre Herkunft als das seitlich daran angrenzende Dotterentoderm besitzt. SOBOTTA sagt nach einem Hinweis auf das niedrige Dotterentoderm am mesometralen Pole seiner Fig. 15: »Wenn also die Schicht, die sich in der beschriebenen Weise frühzeitig vom übrigen Teil des Eies differenziert, das Dotterentoderm wäre, so wäre es doch wunderbar, warum es an der Stelle des späteren Darmes nur ganz rudimentär, an den andern Stellen hochentwickelt sich fände.« Dieser Passus scheint mir nach dem soeben Mitgeteilten gegenstandslos geworden zu sein.

## B. Das Amnion, der Amnionnabel, die Pleuroperitonealhöhle und die Ectoplacentarhöhle.

### Literatur.

SELENKA (29 und 30) gibt eine ausführliche Beschreibung von der Entstehung des Amnion, das sich bei der Maus und bei der Ratte in analoger Weise entwickeln soll. Das Amnion entsteht in typischer Weise durch Vereinigung der Schwanzscheide mit den Seitenscheiden und der Kopfscheide. Die Schwanzscheide bildet sich zuerst durch das Vorwuchern der Allantoisknospe. Die Seitenscheiden treten später auf; erst dann, wenn das Mesoderm bereits deutlich zweischichtig geworden ist. Eine eigentliche Kopffalte ist kaum vorhanden. In den Seitenfalten entstehen Lumina, die mit einer in der Schwanzfalte entstandenen Höhle konfluieren. Schließlich fließen die Höhlen der Seitenfalten auch nach vorn hin zusammen, wodurch eine ringförmige »Interamnionhöhle« entsteht, die einen Amnionnabel umschließt. SELENKAS (29) Fig. 39 zeigt die so entstandenen Höhlen rekonstruiert. Der Abschnitt, in dem der Embryo zu liegen kommt, also die spätere Amnionhöhle, ist durch einen schmalen Kanal mit der »falschen Amnionhöhle« oder der Ectoplacentarhöhle verbunden. Den Verbindungskanal (Amnionnabel) muß man sich von den im Mesoderm entstandenen

Höhlen umgeben denken. Mit dieser Darstellung, nach der die Amnionfalten durchweg dem Mesoderm ihre Entstehung verdanken, steht es nicht ganz in Einklang, wenn SELENKA (30) auf seiner Taf. XVI, Fig. 64 an dem früher erwähnten Keim der Ratte die in das Lumen der Proamnionhöhle vorspringende circuläre Falte des Ectoderms, sowie in Fig. 58 (Maus) die gleiche Falte an der mesodermfreien Seite als Amnionfalte bezeichnet. Es bleibt daher die Frage offen, ob die Amnionfalten unabhängig vom Mesoderm entstehen oder erst durch das Anwachsen des Mesoderms hervorgerufen werden. SELENKA (30) hebt des weiteren hervor, daß sich das Amnion bei Ratte, Feld- und Waldmaus in gleicher Weise bildet. Der Amnionnabel gelangt am frühesten bei der Waldmaus zur Abschnürung, etwas später bei der Ratte, ganz auffallend spät bei der Hausmaus.

Nach DUVAL ist das Stadium der Zerschnürung der Proamnionhöhle (*cavité ectodermique*) in zwei Höhlen durch das Auftreten des Mesoderms charakterisiert. Beide Vorgänge stehen in innigster Verbindung. Durch die Wucherung des Mesoderms entsteht eine Vorwölbung der Wand des Ectodermeylinders so daß die ursprünglich cylindrische Proamnionhöhle sanduhrförmig wird. Die Einschnürung nennt DUVAL »étranglement inter-amnio-placentaire«, beide Hälften der Proamnionhöhle stehen dann nur mehr durch einen engen Kanal in Verbindung. DUVALS Fig. 96—97 beziehen sich auf die Maus und zeigen im Mesoderm bereits jene Lacunenbildung, die die Pleuro-Peritonealhöhle erzeugt. Die Anfangsstadien der Amnionbildung studierte DUVAL bei der Maus, die Abschnürung des Amnionnabels aber bei der Ratte, über die seine Fig. 107 und 108 zutreffende Bilder geben. MELLISSINOS hat diese Bilder ganz mit Unrecht angegriffen. Da er an seinen »best fixierten und nach der Eilängsachse trefflich geschnittenen« Präparaten eine Kommunikation zwischen Amnionhöhle und Ectoplacentarhöhle nicht finden konnte, folgert er, »daß eine solche, von einer Zellschicht umgebene Röhre« überhaupt nicht existiert und nur den schlecht fixierten Präparaten DUVALS ihre angebliche Existenz verdankt.

ROBINSON unterscheidet vier miteinander in Verbindung stehende Amnionfalten, die durch das Auswachsen des Mesoderms gegen das Innere der Proamnionhöhle vorgetrieben werden. Sie erscheinen am Ende des 8. Tages dort, wo der Berührungsrand von »Trophoblast« und »Epiblast« liegt. Wo sich in der vorderen Mittellinie die seitlichen Mesodermflügel treffen, entsteht die rudimentäre Kopffalte. Diese besteht aus zwei Teilen, deren einer vom Mesoderm gebildet wird. Der

andre Teil besteht nur aus Ectoderm und Entoderm (Proamnion). Zuerst tritt die sehr mächtig entwickelte Schwanzfalte auf. Die lateralen Amnionfalten erscheinen bevor das Mesoderm noch zweischichtig ist. Gleichzeitig mit dem Auswachsen der Amnionfalten erfolgt die Höhlenbildung im Mesoderm.

Nur zwei Amnionfalten — »repli-caudal und repli-cephalique« — unterscheidet CHRISTIANI. Diese beiden Falten wachsen einander entgegen und verschmelzen schließlich, wodurch das Amnion entsteht. Es scheint fast, als hätte dieser Autor, der uns eine Monographie über die Entwicklung der Ratte versprach, von SELENKAS und DUVALS Arbeiten keine Kenntnis gehabt.

Eine Amnionfalte aber gibt es bei MELISSINOS. Allerdings gebraucht er diese Bezeichnung nicht im Sinne der andern Autoren. Überhaupt verläuft nach MELISSINOS die Bildung des Amnion in einer Weise, die von allem, was die andern Autoren gesehen haben, wesentlich verschieden ist: Der antimesometrale Abschnitt der Proamnionhöhle, der durch einen Kanal (»feines mittleres Röhrchen«) mit dem mesometralen Abschnitt kommunizierte, wird durch das Wachstum des Mesoderms eingeschlossen und »sondert sich in einen besonderen Abschnitt als embryonales Ectoderm«. Der mittlere, dünne Abschnitt des Ectoderms wandelt sich bei der weiter fortschreitenden Verbreiterung der Ectodermhöhle in einen noch dünneren Zellgürtel um, die erste Anlage des Amnion. Die so verdünnte Falte (Amnionfalte) ist als ursprüngliches Amnion zu bezeichnen. MELISSINOS hat mit Mäusen und Ratten gearbeitet. Er faßt diese beiden Species geradezu als identisch auf. Seine Abhandlung betitelt sich auch »Die Entwicklung des Eies der Mäuse«, sämtliche Abbildungen sind als »Mäuseeier« oder »Mäusekeimblasen« bezeichnet. Nun bestehen aber gerade in der Entwicklung des Amnion bei diesen beiden Species recht erhebliche Unterschiede. Es ist nun merkwürdig, daß MELISSINOS, der sein Material nach Alter und Stückzahl der bearbeiteten Keime sehr genau einteilt, immer ausdrücklich die Zahl der Ratten und die der Mäuse vermerkt, nie die für die Ratte typischen Bilder gesehen hat, die z. B. DUVAL in seinen Fig. 107 und 108 abbildete. Es stimmt die von MELISSINOS gegebene Darstellung der Verhältnisse zumindest nicht für die Ratte. Andererseits kennt aber MELISSINOS auch nicht die für die Maus typischen Bilder — beginnende Einstülpung des Bodens der Ectoplacentarhöhle zu einer Zeit, da der Amnionnabel noch weit offen ist. Abgesehen von seiner Beschreibung der Amnionbildung würde MELISSINOS sonst nicht annehmen, DUVAL hätte mit der Beschreibung

seines »canal inter-amnio-placentaire« die Erklärung der Bildung des Amnion »erleichtern« wollen, um »seine Leser zu überzeugen, daß das Amnion schon in diesem Kanal ursprünglich existiert«. Doch scheint hier auch ein Mißverständnis mitzuspielen, denn DUVALS Canal inter-amnio-placentaire ist in der Tat nichts anderes als MELISSINOS' »feines, mittleres Röhrchen«, nur ist eben das Schicksal dieses Gebildes MELISSINOS entgangen. Ein Querschnittsbild von diesem Röhrchen findet man überdies schon bei SELENKA (30) Taf. XV, Fig. 39 (*Mus silvaticus*).

SOBOTTA beschreibt zwei Einfaltungen in der die Proamnionhöhle begrenzenden Zellschicht, in die sich Einbuchtungen der Höhle hinein erstrecken, als erste Andeutung der Amnionfalten. Hier muß ich MELISSINOS beistimmen, daß es sich da nicht um die Anlage der Amnionfalten handeln kann. Zumindest trifft das nicht für die bei SOBOTTA Fig. 15 mit einem Kreuze bezeichneten Einziehungen zu. Es ist nicht zu bezweifeln, daß ein Mäusekeim vom Anfange des 8. Tages bereits die Falte zeigt, die später in verschiedenen Abteilungen als Amnionfalte vorgewölbt wird. Es handelt sich aber in SOBOTTAS Fig. 15 um einen beschädigten Keim, der deutliche Kennzeichen einer Schrumpfung trägt. Das Dotterentoderm ist abgehoben, und die hier in Betracht kommenden Einfaltungen scheinen durch Knickungen der Wand des Eicylinders entstanden zu sein.

Nach GROSSER (9) erfolgt die Bildung des Amnion zur Zeit des Auswachsens des Mesoderms. Nach der Darstellung dieses Autors treten »aus den einander gegenüber liegenden Wänden des Ectoderm-schlauches Falten vor«, aus deren Vereinigung unterhalb der Mitte der Proamnionhöhle das Amnion gebildet wird.

### Eigne Beobachtungen.

Über das Bestehen der Amnionfalten und ihre Gestalt wurde bei der Besprechung des Mesoderms berichtet. Es wurde erwähnt, daß ihr Gipfel dort liegt, wo schon frühzeitig eine leichte Erhebung die Grenze der beiden Ectodermabschnitte bezeichnete. Die an der Hand der Fig. 5a und b beschriebenen Tatsachen sind im allgemeinen mit den Angaben von SELENKA, DUVAL, ROBINSON und GROSSER wohl in Einklang zu bringen. Nur läßt SELENKA das Mesoderm, das die Schwanzfalte vorwölbt, sowie das Mesoderm der seitlichen Amnionfalten schon zu einer Zeit mit Höhlen versehen sein, da noch eine weite Verbindung zwischen den eingeschnürten Hälften der Proamnionhöhle vorhanden ist. Um zu zeigen, wie die Verhältnisse gewöhnlich liegen, gebe ich in Fig. 8 die Abbildung des Modelles eines Keimes, dessen Typus ich

bei der Ratte oft beobachtet habe. Der Keim, der etwas weiter entwickelt ist, als der in Fig. 5 abgebildete, stammte von einem Tiere, das  $8\frac{1}{2}$  Tage nachdem es kein Männchen mehr zuließ, getötet worden war. Nach Fixierung mit Formal-Alkohol wurde das Objekt nach der kombinierten Celloidin-Paraffinmethode behandelt. Das Modell ist bei 166,6facher Vergrößerung hergestellt und so der Länge nach entzweigeschnitten, daß es in eine hintere (den Primitivstreifen enthaltende) und eine vordere Hälfte zerfällt. Die hintere Hälfte ist größer als die vordere. Der Schnitt ist nämlich so geführt, daß die schmale Verbindung zwischen den beiden Abschnitten der Proamnionhöhle, die nicht in der Längsachse des Keimes, sondern vor dieser gelegen ist, am Schnitte sichtbar wird. Die in Fig. 8 abgebildete hintere Hälfte hat mit der Fig. 5a so viel Ähnlichkeit, daß man ohne weiteres die einzelnen Teile identifizieren kann. Man sieht, daß die Einschnürung der Proamnionhöhle weiter fortgeschritten ist, so daß bereits zwei, nur durch einen schmalen Kanal (DUVALS »canal inter-amnio-placentaire«) miteinander in Verbindung stehende Höhlen entstanden sind. Die untere (antimesometrale) Höhle wird zur Amnionhöhle, die obere zur Ectoplacentarhöhle. Ein Vergleich mit Fig. 5a lehrt, daß jener Teil des Eicylinders, der die Anlage des Embryo enthält, unverhältnismäßig länger geworden ist. Während in Fig. 5a die Länge des zur Amnionhöhle werdenden Teiles der Proamnionhöhle ungefähr ein Drittel der Gesamtlänge der Proamnionhöhle betrug, sind im Modell beide Abteilungen ungefähr gleich lang. Das Mesoderm (rot), das unter dem Ectoderm (weiß) der Seitenfalten liegt, ist vollkommen solide, ohne Spur einer Höhlung. Die Primitivrinne erscheint als kielartig zugespitzte, in den Boden der Amnionhöhle einschneidende Furchen, während der entsprechende Abschnitt der vorderen (nicht abgebildeten) Höhle muldenförmig ist. Die Ectoplacentarhöhle ist im Querschnitt ihres unteren (antimesometralen) Teiles annähernd kreisrund, in ihrem oberen, an den Ectoplacentarconus angrenzenden Teil wird sie in der Richtung der Querachse schmaler, so daß ihr Querschnitt elliptisch ist. Der Eicylinder ist links und rechts von der Mitte leicht eingezogen. Es ist fraglich, ob diese Einziehung, die ringförmig um den ganzen Cylinder herumzieht, auch dem noch nicht fixierten und entwässerten Keime zukam. Die Einziehung liegt nämlich dort, wo das Mesoderm seine mächtigste Entwicklung besitzt. Eine das ganze Mesoderm betreffende Schrumpfung muß daher gerade an dieser Stelle den größten Effekt haben. Das den Eicylinder umhüllende äußere Blatt des Dottersackes (Entoderm blau) wurde mitmodelliert, ist jedoch aus technischen

Rücksichten dicker dargestellt worden als es der Vergrößerung entspricht. Antimesometralwärts ist es in einen Zipfel ausgezogen, was ebenfalls auf Rechnung einer Schrumpfung gesetzt werden mag. Wie ein Schnitt durch die Gegend des Primitivstreifens des Modells aussehen würde, zeigt annähernd die schon besprochene Fig. 6. Das Bild eines Querschnittes durch die Mitte der eingeschnürten Proamnionhöhle, der den Verbindungskanal an seiner schmalsten Stelle trifft, ist Fig. 9. Der Schnitt trifft die Region des hinteren Endes des Primitivstreifens. Die Schwanzfalte des Amnion ist mit den Seitenfalten zu einer einheitlichen, das Ectoderm zum dünnen Verbindungskanal einschnürenden Masse geworden. Nach vorn zu und seitlich ist der ectodermale Verbindungskanal deutlich gegen das Mesoderm abgegrenzt, nach hinten zu gehen Ectoderm und Mesoderm ineinander über. Ein Teil der das Lumen begrenzenden Ectodermzellen erscheint heller. Dies hat seinen Grund in der eigentümlichen Gestalt des Verbindungskanals, der nicht etwa ein cylindrisches Rohr, sondern vielmehr einen zuerst breiteren, dann engeren, dann wieder breiteren Gang darstellt (vgl. Fig. 8). Die eine Fläche des Schnittes traf die engste Stelle des Verbindungskanals, die andre eine bereits etwas weitere. Daher ist ein Teil der das Lumen begrenzenden Zellen bloß angeschnitten, diese Zellen erscheinen also heller. Vorn hat das Mesoderm die Mittellinie erreicht, der linke und der rechte Flügel sind hier miteinander vereinigt. Die große Mesodermmasse hinter dem Verbindungskanal enthält das Bildungsmaterial für die Allantois. Links sieht man im Mesoderm die erste Andeutung einer Lückenbildung. Aus der Beschaffenheit des Objekts der Fig. 5a und b, der Gestalt des Modelles und den Querschnitten der hier in Betracht kommenden Stadien scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß nicht alle Behauptungen SELENKAS über die Entstehung des Amnion zu Recht bestehen. Es ist nicht richtig, daß die lateralen Amnionfalten erst entstehen, wenn das Mesoderm größtenteils schon deutlich zweischichtig geworden ist. Es ist vielmehr die Trennung der Proamnionhöhlen in zwei Abschnitte schon weit gediehen, ehe noch von einer Schichtung des Mesoderms die Rede sein kann. Ebenso wenig wird, wie SELENKA angibt, die Schwanzfalte als hohle Blase vorgestülpt, die nur vom Ectoderm, ohne Innenbelag von Mesodermzellen gebildet wird. SELENKAS Befund, daß das Hautfaserblatt des Amnion im Bereiche der Schwanzfalte nicht durch eine kontinuierlich sich ausbreitende Schicht gebildet wird, sondern aus Wanderzellen entsteht, dürfte ausschließlich auf die hochgradige Schrumpfung des Mesoderms in seinen Präparaten (SELENKA [29] Fig. 21 und 25) zurückzuführen sein.

Eine vollständige Trennung der Amnionhöhle von der Ectoplacentalhöhle tritt bei der Ratte dann ein, wenn durch das Zusammenfließen der im Mesoderm entstandenen Höhlungen die Pleuroperitonealhöhle gebildet ist und der Verbindungskanal zwischen den beiden Abschnitten der Proamnionhöhle obliteriert. Es sei hier wieder betont, daß sich diese Prozesse bei der Ratte anders als bei der Maus vollziehen, was von SELENKA zuwenig, von DUVAL kaum, von ROBINSON und MELISSINOS überhaupt nicht berücksichtigt wurde. Daher kommen z. B. SELENKAS Fig. 30—36, die die Gestalt der Pleuroperitonealhöhle, den »Spaltraum  $x$ « usw. illustrieren, für die Ratte nicht in Betracht. Dieser »Spaltraum  $x$ «, der sich zwischen dem Ectoderm der Ectoplacentalhöhle und dem Mesodermdach der Pleuroperitonealhöhle befindet, bei SELENKA in Fig. 40 speziell modelliert erscheint und bei MELISSINOS als für »die Mäuse« typisch wiederkehrt, ist bei der Ratte nicht zu beobachten, da sich bei diesem Tiere, wie gezeigt werden wird, das Mesoderm im Bereiche der Pleuroperitonealhöhle anders verhält als bei der Maus.

Wie ein Keim der Ratte aussieht, in dem die Höhlenbildung im Mesoderm so weit vorgeschritten ist, daß sie auch am uneröffneten Totopräparat sichtbar wird, sieht man auf Fig. 10, dem Bilde eines vom Dottersacke befreiten Eicylinders vom Ende des 9. Tages. Die Länge des ganzen Präparates, das in en face-Ansicht (die rechte Seite des Bildes entspricht der linken Körperseite der Embryonalanlage) bei auffallendem Licht auf schwarzem Untergrunde gezeichnet wurde, betrug  $1\frac{3}{4}$  mm. Ein Vergleich mit Fig. 5a und b zeigt, daß das Wachstum weniger in longitudinaler als in transversaler Richtung vorgeschritten ist. Am bedeutendsten war die Größenzunahme jenes Teiles, der die Ectoplacentalhöhle umschließt; er ist spindelartig aufgetrieben und sehr dünnwandig. Im unteren Ende des Keimes erkennt man die Amnionhöhle. Über derselben liegen, einander mit den medialen Wänden berührend, zwei gleich große, unregelmäßig begrenzte Höhlenabschnitte, die der Pleuroperitonealhöhle angehören. Der Teil des Cylinders, der die Amnionhöhle enthält, ist durch eine gürtelförmige, gleichmäßig den ganzen Eicylinder umgebende Einziehung tailenartig abgesetzt. Rechts sieht man oberhalb dieser Furche eine Fältelung der Wand, die sich übrigens auf das Entoderm beschränkt. Das Objekt war also nicht tadellos erhalten. Dennoch glaube ich, daß die Tailenfurche auch dem unbeschädigten Objekt zukäme, da die große Pleuroperitonealhöhle sehr rasch entstand, während sich im Bereiche der Amnionhöhle nur relativ geringfügige Veränderungen (Bildung des

Kopffortsatzes) vollzogen. Nachdem der Keim in Cedernöl aufgehellt worden war, sah man, daß seine Primitivstreifen in Form und Ausdehnung dem der Fig. 5a sehr ähnlich war.

Über den Bau des mittleren, komplizierter gebauten Teiles gab das Durchleuchtungsbild nach der Aufhellung durch Cedernöl wegen der verschiedenen, einander schneidenden Berührungslinien keine Klarheit, wohl aber die Querschnittserie. Ein Schnitt durch die Mitte der beiden Pleuroperitonealhöhlenabschnitte ist in Fig. 11 abgebildet. Der Keim hat, wie die Verzerrung der oberen (hinteren) Partien des Schnittes zeigt, bei der Einbettung gelitten. Die beiden vorderen Enden der hufeisenförmigen Höhle entsprechen den beiden Höhlen der Fig. 10, deren Verbindung zunächst nicht nachweisbar war. Das etwas vor der Längsachse gelegene Ectodermrohr (canal inter-amnio-placentaire) war im Totopräparate nicht zu sehen, sondern nur das vor ihm gelegene gekröseartige Mesoderm. Dieses erschien als Scheidewand zwischen den zwei Höhlen. Der hintere Teil der Höhlen ist durch eine mächtige, solide Mesodermmasse, die Anlage der Allantois begrenzt. Die ganze Pleuroperitonealhöhle ist, so weit sie in diesem Schnittpräparate sichtbar wird, von Mesoderm begrenzt, dem nach außen zu das Entoderm aufliegt. Dieses Bild läßt es selbstverständlich erscheinen, daß man in späteren Stadien die Allantois als ein von keinerlei Hülle bekleidetes Gebilde frei in die Pleuroperitonealhöhle hineinragen sieht.

Die soeben geschilderten Verhältnisse lassen sich ohne weiteres aus dem Modell Fig. 8 oder aus dem Querschnitte Fig. 9 ableiten, wenn man sich vorstellt, daß das Mesoderm um den dünnen Ectodermkanal herum hohl wird, wobei aber die dem Kanal unmittelbar anliegende, undifferenzierte Mesodermschicht zu einem ihn umschließenden Blatte umgewandelt wird.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wird der Verbindungskanal mit dem Längenwachstum des ganzen Keimes länger und dünner. Er wird zu einem zarten, lumenlosen Strange. Sein Gekröse, das ihn mit der vorderen Wand der Pleuroperitonealhöhle verband, verschwindet, so daß er allseits frei liegt. Schließlich reißt der Ectodermstrang an irgend einer Stelle, und nachdem das ihn umkleidende Mesoderm ebenfalls eingerissen ist, bezeichnen zwei kurze, alsbald völlig verschwindende Stummel die Stelle (vgl. Modell Fig. 13a), wo einst der Verbindungskanal lag. Dieser nicht mißzuverstehende Vorgang sei angesichts der widersprechenden Resultate von MELISSINOS noch durch Fig. 12 veranschaulicht (Keim vom 9. Tagen, der etwas weniger weit entwickelt

als das Original von DUVALS Fig. 107 und 108). Der Schnitt ging parallel zur Längsachse durch die ganze Länge des Amnionnabels in der Art, daß ein kleinerer seitlich-vorderer und ein größerer seitlich-hinterer Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle getroffen wurde. Der in Fig. 11 im Querschnitte sichtbare Verbindungskanal erscheint hier im Längsschnitte. Nur ist aus dem Kanal ein dünner, solider Strang geworden, der am Boden der Ectoplacentarhöhle abgerissen ist. Die Mesodermbekleidung des ehemaligen Kanals ist noch in ihrer ursprünglichen Länge erhalten. Die Amnionhöhle ist jetzt erst zu einem in sich abgeschlossenen Hohlräume geworden, desgleichen die Ectoplacentarhöhle.

In dieser Figur ist bemerkenswert, daß die Pleuroperitonealhöhle nicht vollständig von Mesoderm ausgekleidet wird. Das dem Ectoderm der Ectoplacentarhöhle unmittelbar anliegende Mesodermblatt hat einen Defekt. Dieser bleibt längere Zeit hindurch erhalten, er ist auch auf den gleich zu besprechenden Modellen späterer Stadien noch zu sehen (Fig. 13 und 16). Die Pleuroperitonealhöhle ist also, nach dem Zusammenfließen der im Mesoderm entstandenen Lacunen, gegen den Ectoplacentarconus zu an einer Stelle von Ectoderm begrenzt. Wenn daher FRASER (8)<sup>1</sup> bei der Ratte das das »falsche Amnion« (Boden der Ectoplacentarhöhle oder Dach der Pleuroperitonealhöhle) überziehende Mesodermblatt auf seiner Fig. 4 mit einem Defekt versehen abbildet, so stimmen meine Befunde ganz mit den seinen überein. SELENKA bezeichnet diese Abbildung als irrtümlich. Das ist selbstverständlich, wenn man bedenkt, daß SELENKA seine Untersuchungen hauptsächlich bei der Maus anstellte und seine an dieser Species erhobenen Befunde als für die Ratte gültig betrachtete. DUVAL hat in seiner Fig. 106 den für die Maus charakteristischen, zwischen Pleuroperitoneal- und Ectoplacentarhöhle gelegenen »Spaltraum  $x$ « abgebildet. Seine die Ratte betreffenden Fig. 107—110 zeigen aber, daß das Mesodermblatt der Pleuroperitonealhöhle allenthalben dem Ectodermblatt der Ectoplacentarhöhle unmittelbar anliegt, wie man dies außerhalb des Defektes an allen halbwegs gut erhaltenen Präparaten aus dieser Zeit der Entwicklung sieht. Daher scheint auch DUVAL der Mesodermdefekt entgangen zu sein.

Das Modell eines Embryo aus der Zeit, da die Pleuroperitonealhöhle bereits gebildet, der Amnionnabel noch teilweise erhalten, die Ectoplacentarhöhle aber noch nicht vollkommen entfaltet ist, ist durch die Fig. 13a und 13b illustriert.

<sup>1</sup> FRASERS Arbeit konnte ich nicht erhalten, ich zitiere daher nach SELENKA.

Es handelt sich um einen Keim vom Anfange des 10. Tages. Er wurde in Sublimat-Alkohol fixiert und in Celloidin eingebettet. Das Modell wurde bei 150facher Vergrößerung hergestellt und so durchschnitten, daß es in eine vordere und eine hintere Hälfte zerfällt. Die Membran mit dem parietalen Blatte des Dotterentoderms wurde nicht mit modelliert, der Ectoplacentarconus bloß, soweit er gut abgrenzbar war, ohne Berücksichtigung des ihn durchsetzenden, komplizierten Lacunensystems. Fig. 13a ist das Bild ( $\frac{1}{2}$  der Modellgröße) der vorderen Hälfte des Modells. Die unterste, ganz von Ectoderm (weiß) ausgekleidete Höhle enthält die Anlage des Centralnervensystems. Embryonen dieser Entwicklungsstufe zeigen, so wie der Keim der gleich zu besprechenden Fig. 15, die Anlage der Medullarplatten je nach der Beleuchtung als sehr distinkte Lichter oder Schatten und geben über die Ausdehnung dieser Gebilde einen exakteren Begriff als das Modell. Immerhin sieht man auch im Modell die Medullarfurche angedeutet, zu deren Seiten das Ectoderm verdickt und leicht vorgewölbt ist. Oberhalb der Amnionhöhle liegt das Exocölon oder die Pleuroperitonealhöhle, die größtenteils vom Mesoderm (rot), teilweise aber auch von Ectoderm (weiß) begrenzt wird. Das Amnion hat eine firstartige, zum Amnionnabel hinziehende Falte. Diese verdankt ihre Entstehung der eigentümlichen Einschnürung der Proamnionhöhle zur Zeit der Bildung des Amnions. Der zweigeteilte, die Pleuroperitonealhöhle durchziehende Strang ist der »Amnionnabelstrang«. Antimesometralwärts entspringt er aus dem Amnion, mesometralwärts aus dem noch trichterförmig ausgezogenen Boden der Ectoplacentarhöhle. In seiner Mitte ist der Amnionnabelstrang bereits gerissen; außen ist er von Mesoderm bekleidet, in seinem Innern birgt er, wie dies ausführlich geschildert wurde, einen soliden Ectodermstreifen. Während das embryonale Ectoderm jetzt schon mehrschichtig ist, wird die unregelmäßig gestaltete Ectoplacentarhöhle seitlich und gegen die Amnionhöhle zu von einem einschichtigen Epithel begrenzt, das mesometralwärts in die Trophoblastmasse des Ectoplacentarconus übergeht. Das Mesoderm bildet eine mehrschichtige Zelllage im Bereiche seines embryonalen Bezirkes, als einschichtige Lage überzieht es das Ectodermblatt des Amnion. Das die Pleuroperitonealhöhle auskleidende Splanchnopleura-  
blatt hat bereits begonnen, Blutgefäße zu bilden. Die Gefäßenanlagen sind im Bilde des Modelles durch Auszackungen des dem Entoderm aufliegenden Mesodermblattes angedeutet. Das Entoderm (blau) überzieht, ähnlich wie bei den viel jüngeren Stadien, alsbald mächtigere, bald dünnere, immer einschichtige Zelllage den ganzen ehemaligen

»Eicylinder«. Am dünnsten ist es an seinem Übergange in das parietale Blatt des Dottersackes, am mächtigsten dort, wo es dem Mesoderm des Exocöloms anliegt. Die Anschwellung am antimesometralen Ende des Keimes ist die Anlage der Chorda, die wie schon SELENKA richtig angab, rein entodermalen Ursprunges ist. An der Außenseite der beiden zusammengelegten Modellhälften ist die Chorda als etwa 2 cm lange, flache Rinne zu sehen.

Die hintere Hälfte des Modelles, Fig. 13 *b*, zeigt als hervorstechendstes Merkmal einen dem Amnion aufsitzenden, in die Pleuroperitonealhöhle hineinragenden Knoten, die solide Anlage der Allantois. Das Amnion ist von hinten nach vorn dachartig abfallend. Der nunmehr schwächer ausgeprägte Primitivstreifen ist am Modell nicht zum Ausdruck gekommen. Die Abgrenzungsfurchen der Pleuroperitonealhöhle gegen die Ectoplacentarhöhle zu sind minder scharf als in der vorderen Hälfte des Modelles.

Ein etwas weiter entwickeltes Stadium, als das, dessen Modell soeben besprochen wurde, ist in Fig. 14 als halbes Totopräparat abgebildet. Es ist als Ergänzung zur hinteren Hälfte des Modells gedacht, soll aber gleichzeitig zeigen, welche Veränderungen sich alsbald abspielen. Fig. 14 stellt die hintere Hälfte eines Keimes dar, dessen Alter unbekannt ist. Der Keim wurde aus der Decidua auspräpariert, wobei sein mesometrales Ende mit dem Ectoplacentarconus unter Eröffnung der Ectoplacentarhöhle abgeschnitten wurde. Das etwa 1 $\frac{1}{4}$  mm lange Objekt wurde mit einer feinen Lanzette in frontaler Richtung durchgeschnitten, so daß es, ähnlich wie das Modell, in eine vordere und eine hintere Hälfte zerfiel. Der Versuch glückte nicht vollkommen, wie die Gewebsetzen an der linken Seite der abgebildeten hinteren Hälfte zeigen. Diese weist eine deutliche Primitivrinne auf, die, da der Keim bei auffallendem Licht auf schwarzer Unterlage gezeichnet wurde, als dunklere Linie erscheint. Der oberste (caudalste) Teil der Primitivrinne ist durch das von hinten nach vorn dachartig abfallende, bereits vollkommen ebene Amnion teilweise verdeckt. Die etwas verschwommen konturierte, dem Amnion hinten auflagernde Masse ist wieder die Allantois. Beim Vergleiche mit der hinteren Hälfte des Modelles, dessen Kontrolle und Ergänzung die Fig. 14 ist, fällt die große Regelmäßigkeit der Begrenzung der drei übereinander gelegenen Höhlen auf. Das Dach der Pleuroperitonealhöhle hat sich gesenkt, wodurch die Ectoplacentarhöhle an Größe zugenommen hat. Die trichterförmige Ausbuchtung der Ectoplacentarhöhle in die Pleuroperitonealhöhle ist verschwunden, die Falte des Amnion ist ausgeglichen.

Diese Veränderungen scheinen hauptsächlich durch das Wachstum des Keimes in die Breite zu erfolgen, wodurch alle Membranen gespannt werden. Der Amnionnabelstrang, der natürlich in der vorderen Hälfte des Keimes zu suchen gewesen wäre, war schon vollkommen verschwunden. Eine gewisse Ähnlichkeit mit dieser Fig. 14 zeigt die später zu erwähnende hintere Hälfte des Modelles, Fig. 16.

Fig. 15 ist das Bild einer Keimblase von  $9\frac{1}{2}$  Tagen, die etwas größer war als das Original der Fig. 14, aber noch einen Amnionnabel hatte. Das in Formol-Alkohol fixierte Objekt wurde in Alkohol liegend bei auffallendem Lichte gezeichnet. Das ganze Präparat ist samt dem aufsitzenden Gewebstück (Ectoplacentarconus und Decidua) etwa  $2\frac{1}{8}$  mm lang. Ein Vergleich mit den früheren Stadien zeigt, daß das Wachstum in die Breite abermals das Längenwachstum übertroffen hat. Der Keim ist etwas asymmetrisch, da die linke Wand der Pleuroperitonealhöhle stärker vorgebaucht ist. Da alle Membranen prall gespannt sind und das Aussehen des ganzen Präparates ein vorzügliches war, halte ich diese Abweichung von der Symmetrie für eine bereits im Leben vorhanden gewesene Anomalie. Die beiden Medullarwülste erscheinen als Gewebsverdickungen weiß auf dem schwarzen Grunde. Zwischen ihnen sieht man eine etwas unregelmäßig gestaltete Medullarfurche, die als Gewebsverdünnung dunkler erscheint. Hier sei bemerkt, daß die Mehrzahl der Keime dieses Alters, selbst wenn sie sonst von vollendeter Symmetrie sind, mehr oder weniger asymmetrische Medullarplatten aufweist. Über die Medullarwülste zeltförmig emporgezogen, sieht man das Amnion. Von diesem ragt, ähnlich wie im Modell Fig. 13a, der Amnionnabelstrang als zarter Stiel in die dünnwandige Pleuroperitonealhöhle hinein. Hinten, an der Wand der Pleuroperitonealhöhle sieht man eine etwas nach der linken Körperseite des Embryo geneigte Masse, die Allantois. Diese variiert ungemein in Größe, Form und Lage. Manchmal steht sie rein axial, gewöhnlich ist sie etwas nach links geneigt. Oberhalb der Pleuroperitonealhöhle liegt die dickere Wand der Ectoplacentarhöhle, die mit ihrer Gestalt in ziemlicher Übereinstimmung mit der des Modells Fig. 13 steht. Die im Modell von innen zu sehenden Furchen zeichnen sich hier als bogenförmige Linien ab. Am antimesometralen Pole des Keimes sieht man eine leichte Einziehung, die Chordarinne.

Die Fig. 16 sind wieder Bilder eines Modells. Es handelt sich um einen in Formol-Alkohol fixierten Keim von 10 Tagen, der bei 150facher Vergrößerung modelliert wurde. Gleich dem zuletzt besprochenen Modell ist auch dieses in eine vordere und eine hintere Hälfte zer-

schnitten worden. In der vorderen Hälfte, Fig. 16*a*, wurde das flache Amnion entfernt, um die Modellierung der Medullarwülste zur Anschauung zu bringen. Der Keim ist abermals breiter geworden. Die Konfiguration der Höhlen entspricht dem Stadium des in Fig. 14 abgebildeten halben Totopräparates. Die vorderen Enden der Medullarplatten sind zu mächtigen, bereits eine schwache Modellierung aufweisenden Wülsten herangewachsen. Linkerseits unterscheidet man deutlich eine vordere, größere Erhebung, die erste Andeutung des Prosencephalon, der, durch eine seichte Furche getrennt, eine zweite, etwas niedrigere Erhebung folgt. Es ist dies die Anlage des Mesencephalon. Daß es sich hier, wie man leicht vermuten könnte, nicht um ein Artefact handelt, beweist die vordere Hälfte des Modelles Fig. 17, wo sich an Stelle dieser beiden noch unbedeutenden Erhebungen zwei bereits wohlcharakterisierte Hirnabschnitte gebildet haben. Zwischen den Vorderenden der Medullarplatten liegt eine relativ tiefe und breite Medullarrinne, die caudalwärts allmählich breiter und seichter wird. Die Pleuroperitonealhöhle zeigt keine bemerkenswerte Veränderung, ihr Dach wird noch immer, wenn auch in geringerem Ausmaße wie früher, vom Ectoderm gebildet. Die Ectoplacentarhöhle ist eine geräumige, regelmäßig gestaltete Kammer, die nunmehr auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angelangt ist. Der Schnittfläche dieses charakteristischen Stadiums entsprechende Bilder hat DUVAL bereits gekannt, seine Fig. 109 gehört hierher.

Bemerkenswert sind zwei kleine, nahe dem Amnionansatz im Mesoderm gelegene Höhlen, Fig. 16*a* links, *b* rechts. Diese Höhlen spalten das im Bereiche des Embryo gelegene, nicht segmentierte Mesoderm. Man könnte sie deshalb als embryonales Cölom bezeichnen. Durch Schwinden der trennenden Mesodermischiebt vereinigen sie sich alsbald mit dem extraembryonalen Cölom, der Pleuroperitonealhöhle. Rechterseits (*b* links) sieht man, daß die trennende Brücke eingerissen ist, wodurch das Mesodermblatt des Amnion einen kleinen Mesodermhöcker erhält, der bald wieder verschwindet. Durch diesen Prozeß, der das embryonale Mesoderm später bis zu den Urwirbeln spaltet, wird die Embryonalanlage allmählich vom Dottersack abgehoben (vgl. Fig. 17). RAVN (24) unterscheidet bei der Maus sehr frühzeitig zwei wohlbegrenzte Parietalhöhlen, die nach vorn zu durch eine unpaare pericephalische Höhle miteinander verbunden sind. Ich kann etwas derartiges bei der Ratte nicht finden, sondern sehe vielmehr, daß die um diese Zeit der Entwicklung im Mesoderm auftretenden Höhlen, die in Querschnitten öfter zu dritt oder zu viert nebeneinander liegend

gefunden werden, sich ausschließlich auf die Spaltung des Mesoderms in zwei Blätter beziehen. RAVN hat bei der Maus (seine Fig. 2 und 3) den zwischen dem Mesoderm der Pleuroperitonealhöhle und dem Mesoderm des embryonalen Cöloms gelegenen, winzig kleinen Bezirk »Proamnion« genannt, wozu, meiner Überzeugung nach, keinerlei Veranlassung gegeben ist. Erstens handelt es sich hier um ganz vorübergehende Bildungen, da sich ja durch einen Schwund des Mesoderms das extraembryonale Cölom mit dem embryonalen Cölom vereinigt, und zweitens sind diese Bezirke gar nicht mesodermfrei. Tatsächlich geht, wie RAVN richtig beobachtet hat (angesichts seiner Abbildungen, die auf schlechte Präparate schließen lassen, maße ich mir dies Urteil an), überall die später gefäßführende Zellenlage, »welche unmittelbar auf dem Entoderm, zwischen diesem und der ventralen Wandschicht des Cöloms liegt, ununterbrochen<sup>1</sup> von der Embryonalanlage in die extraembryonale Zone über«. Den minimalen Spalt in dieser Zellenlage, den RAVN quasi als Rettung einer mesodermfreien Proamnionanlage vermutet, habe ich bei der Ratte weder in diesen noch in älteren Stadien je beobachten können, wie ich überhaupt bei diesem Tiere kein Proamnion finde.

Betreffs des Modelles Fig. 16 wäre noch zu bemerken, daß die Gefäße der Splanchnopleura zahlreicher geworden sind als sie im Stadium des Modelles der Fig. 13 waren. Bezüglich der Ausdehnung der einzelnen Keimblätter gilt das bei der Besprechung von Fig. 13 Gesagte. Am antimesometralen Pole des Keimes bilden die Seiten der breiten und flachen Chordarinne Ränder, die bereits als seitliche Darmfalten bezeichnet werden können. Um diese Bezeichnung zu rechtfertigen, muß hier eine kurze Bemerkung über die Entwicklung der Chorda eingeschaltet werden.

Bereits frühzeitig (etwa im Stadium der Fig. 13) differenziert sich das früher niedrige Entoderm am antimesometralen Pole der Keimblase zu einem hohen, einschichtigen Epithel, dessen Kerne basal gelegen sind. Das Plasma dieses Epithels, das die Chordaplatte zusammensetzt, ist eine Zeitlang auffallend hell, es färbt sich mit Eosin weniger intensiv als das übrige Entoderm. Seitlich geht die Chordaplatte unvermittelt in das dünne Entoderm über. Im Laufe der weiteren Entwicklung gestaltet sich die Chordaplatte in eine seichte, nach abwärts offene Rinne um, die Chordarinne. Dieser entlang wölbt sich die ventrale Fläche des Embryo in Form zweier von niedrigem Entoderm

<sup>1</sup> Im Original nicht gesperrt gedruckt.

bekleideter Falten vor. Nun findet eine typische Unterwachsung der soliden Chordaplatte durch das seitliche Entoderm statt. Während dieses Prozesses werden die Zellen der Chorda kubisch, die Chordaplatte verliert ihre Konkavität und wird zu einem breiten, aus wenigen Zellen (6—10 im Querschnitte) bestehenden, zunächst einschichtigen Strange. Sobald die Unterwachsung vollendet ist, wird die mediale ventrale Fläche des Embryo statt vom Chordaeepithel vom Darmepithel bekleidet, so daß die ehemalige Chordarinne jetzt als Darmrinne, ihre lateralen Ränder als seitliche Darmfalten zu bezeichnen sind. Auf die Tatsache, daß die Chorda nach ihrem Auftreten zunächst aus einem hohen Epithel besteht, sodann konkav wird und sich später zu einem flachen Strange ausbildet, ist in den Fig. 13, 16, 17 Rücksicht genommen worden.

Die hintere Hälfte des Modelles Fig. 16b zeigt wieder das dachartig abfallende, schön gewölbte Amnion mit der ihm breit aufsitzenden Allantois. Diese ist etwas kleiner als in dem sonst weniger weit entwickelten Stadium der Fig. 15. In der Amnionhöhle sieht man die hintere Fortsetzung der Medullarplatten, zwischen denen eine äußerst breite und seichte Medullarrinne liegt.

SELENKA (30) gibt in seiner Fig. 40 eine aus mehreren Durchschnitten konstruierte »Hälfte einer älteren Keimblase« von *Mus silvaticus*, die mit der hinteren Hälfte meines Modells Fig. 16b einige Ähnlichkeit hat. Das Dach der Pleuroperitonealhöhle ist in SELENKAS Figur ganz von Mesoderm ausgekleidet, was ja möglicherweise in diesem Falle zutreffend war. Dagegen sind sicherlich die vier vom Mesoderm und Ectoderm begrenzten kleinen Höhlen, von denen zwei zu Seiten des Ectodermblattes des Amnion, zwei unterhalb der Ectoplacentalhöhle abgebildet sind, als Artefacte zu betrachten. Die beiden unteren Höhlen kommen an SELENKAS Konstruktion durch die schematische Darstellung seiner mir ganz unbegreiflichen Auffassung des Verhaltens der Mesodermblätter zustande. SELENKA läßt die bei der Amnionbildung beteiligte Mesodermsschicht durch die unteren Höhlen und durch eine schiefe Linie vom embryonalen Mesoderm getrennt sein. Die Pleuroperitonealhöhle ist von zwei aufeinander liegenden, durch eine scharfe Linie voneinander geschiedenen Mesodermplatten begrenzt, von denen die dem Entoderm anliegende sich einerseits in das embryonale Mesoderm fortsetzt, andererseits aber an der Ectoplacentalhöhle plötzlich stumpf endigt. Dieses stumpfe Ende tritt aber nicht ganz an das Ectodermblatt der Ectoplacentalhöhle heran, sondern schließt mit dem Ectoderm die Ectoplacentalhöhle und dem Entoderm

jederseits eine kleine Höhle ein. Es scheint mir, daß Schrumpfungen des Mesoderms zu dieser nicht zu rechtfertigenden Auffassung Anlaß gegeben haben.

Kurze Zeit, nachdem die Ectoplacentarhöhle durch das Breitenwachstum des Keimes ihre volle Ausdehnung erlangt hat, beginnt sie wieder zu verschwinden. Es ist nicht richtig, daß die auswachsende Allantois den Boden der Ectoplacentarhöhle gegen deren Dach zu einstülpt. Die beiden Ectodermblätter der Ectoplacentarhöhle berühren einander schon, ehe noch die Spitze der Allantois den Boden der Höhle erreicht hat (vgl. Fig. 17*b* und Fig. 18). Während dieses Einstülpungsprozesses entfaltet sich die Pleuroperitonealhöhle unter Verdünnung ihrer Wandungen mächtig nach Breite und Tiefe. Der den Embryo enthaltende Abschnitt des Eies behält annähernd seine früheren Dimensionen; dadurch erhält die ganze Keimblase die Form einer Birne.

Fig. 17*a* ist die Abbildung der vorderen Hälfte des Modelles eines Eies, dessen Embryo bereits zwei Urwirbel angelegt hat. Der Keim wurde am Ende des 10. Tages der Gravidität in Formol-Alkohol fixiert und nach Celloidineinbettung bei 150facher Vergrößerung modelliert. Im Vergleich mit Fig. 16*a* sieht man, daß sich mehrere auffällige Veränderungen abgespielt haben. Der Längenunterschied zwischen den beiden Stadien ist gering. Der Keim der Fig. 16*a* ist aber viel breiter geworden, ganz besonders im Bereiche der Pleuroperitonealhöhle. Das Amnion ist durch die Trennung des Mesoderms in zwei Schichten sowie wohl auch durch eignes Wachstum größer geworden und umhüllt schalenartig den durch die mächtige Entwicklung der Hirnanlagen ausgezeichneten Embryo. An den vorderen Abschnitten der Medullarwülste (vgl. Fig. 16*a*) sind zwei voneinander größtenteils getrennte, kugelähnliche Körper entstanden, die Anlagen des Prosencephalon, die sich durch eine Furche von der Mesencephalon-Rhombencephalonanlage scheiden. Das Prosencephalon hat eine etwas ungewohnte Gestalt, findet aber immerhin seine Analogie in jungen Stadien z. B. des Schweines, aber auch des Menschen. (Embryo *klb* in KEIBELS (14) Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.) Die bei der Ratte auftretende scharfe Sonderung des Prosencephalon erklärt sich ungezwungen aus der eigentümlichen Lage des dorsal stark konkaven Embryo.

Die Pleuroperitonealhöhle des Stadiums der Fig. 17 ist durch die Einstülpung ihres Daches in die Ectoplacentarhöhle bedeutend größer geworden. Das Mesoderm kleidet jetzt die ganze Pleuroperitonealhöhle aus. Die bogenförmige Erhabenheit, die man in ihrer hinteren-oberen

Region sieht, ist natürlich durch die Einstülpung verursacht, durch die die Ectoplacentalhöhle in eine schmale Spalte umgewandelt wurde.

Das Entoderm ist verhältnismäßig dünner geworden, zeigt aber noch immer die in den früheren Stadien vorhandenen Dickendifferenzen. Betreffs seiner feineren Struktur sei nur bemerkt, daß sich nunmehr sein für die früheren Stadien charakteristisches Aussehen (s. z. B. meine Fig. 4, vgl. SOBOTTA, MELISSINOS) allmählich ändert. So werden die im Plasma gelegenen, mit Eosin sich rot färbenden Kügelchen, die von DUVAL als Dotterkörnchen, von SOBOTTA u. a. als Hämoglobinschollen angesprochen werden, seltener, während hingegen die in früheren Stadien spärlicheren Fetttropfen sehr zahlreich werden. Dies mag damit zusammenhängen, daß nach der Bildung der Placenta die Funktionen des Entoderms nicht mehr genau die gleichen sind wie früher.

Das Mesoderm hat, wie erwähnt, bereits zwei Urwirbel gebildet. Es wird nunmehr auch in seinem embryonalen Betriebe die Gefäßbildung eingeleitet. Die Aorten sind als Zellstreifen angelegt (im Modell nicht berücksichtigt).

Der Ectoplacentalconus ist stark vascularisiert, so daß im Modell nur seine unmittelbar an den Keim grenzenden Bezirke berücksichtigt werden konnten.

Fig. 17b ist die Abbildung der hinteren Hälfte des Modelles. Die Anlage des Centralnervensystems flacht sich caudalwärts stark ab, wodurch die Medullarrinne breit und seicht wird. Ein Endwulst oder Caudalknoten (BONNET [3]) ist nicht vorhanden. Die Allantois ragt als unregelmäßig gestalteter, mit Höckern besetzter Zapfen weit in die Pleuroperitonealhöhle hinein.

Auf der äußeren Oberfläche der Vorderhälfte des Modelles ist eine quergestellte, sichelförmige Einziehung der Wand des Dottersackes zu sehen, die vordere Darmoperte. Unterhalb derselben zeigt sich die erste Andeutung der Herzanlage.

Als Ergänzung dieses Modelles diene die Fig. 18, die einen annähernd medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo mit drei Urwirbelpaaren darstellt. Da der Schnitt auf eine kurze Strecke zwischen den beiden Hirnhälften durchgeht, ist hier nur die Verbindungsplatte getroffen, die im Bereich des Prosencephalon tatsächlich stellenweise, wie dies die Fig. 18 darstellt, als einschichtiges Epithel erscheint. Unterhalb dieses Bezirkes verläßt die Schnittebene die (vielleicht nicht rein median verlaufende) Medullarrinne, so daß der mediale Rand der rechten Hälfte der Hirnanlage angeschnitten ist. Während im vorderen Schenkel des Embryo das Ectoderm unmittelbar auf dem Entoderm liegt, ist im

hinteren Schenkel, in dem der Primitivstreifen der Länge nach getroffen ist, zwischen Ectoderm und Entoderm, von ersterem nicht abgrenzbar, Mesoderm gelegen, das gegen den Ectoplacentarconus zu in die Allantois übergeht. Das Ectoderm des Vorderendes der Hirnanlage setzt sich unmittelbar in das Ectodermblatt des Amnion fort, um am Caudalende wieder in das über dem Primitivstreifen gelegene Ectoderm einzutreten. Die Allantois war in diesem Objekt rein medial gelegen, so daß sie vom Schnitt in ihrer größten Ausdehnung getroffen wurde. Ihre oberflächlichen Zellen sind ziemlich regelmäßig angeordnet, so daß sie von einem Mesodermblatt umhüllt erscheint. Die Ectoplacentarhöhle ist zu einer schmalen Spalte geworden, die Pleuroperitonealhöhle ist fast gänzlich von Mesoderm ausgekleidet. Lateral sind links und rechts im Mesoderm Gefäßanlagen zu sehen. Vom Ectoplacentarconus ist bei der Präparation nur ein kleines Fragment erhalten geblieben. Das Entoderm überzieht den ganzen Keim. Die Einziehung linkerseits ist die vordere Darmforte, in deren Bereich das Entoderm deutlich verdickt ist. Eine hintere Darmforte fehlt in diesem Stadium. Eine zweite Entodermverdickung sieht man am unteren Pole der Keimblase, es ist dies die Anlage der Chorda. Oberhalb der Chorda zeigt das Präparat einen Defekt, das Ectoderm ist leicht abgehoben. Nach der Chordaverdickung wird das Entoderm wieder dünner, um am Fuße der Allantois wieder mächtiger zu werden. Eine Verbindung zwischen der Allantois und dem Entoderm gibt es in diesem Stadium nicht. Überall zieht, wie es am Medianschnitt zu sehen ist, das Entoderm als distinkte Schicht über seine Unterlage hinweg. Auch in späteren Stadien, die bereits eine hintere Darmforte gebildet haben, sehe ich keine Beteiligung des Entoderms an der Bildung der Allantois im Gegensatz zu SELENKA (29), der bei der Maus etwas derartiges beobachtet hat. Hier soll, nicht unerwähnt bleiben, daß man in jüngeren Stadien, die etwa dem Modelle Fig. 16 entsprechen, eine Erscheinung beobachten kann, die sehr für eine Beteiligung des Entoderms bei dem Aufbau der Allantois spricht. Man sieht in diesen Stadien, daß das Entoderm dort, wo es dem Mesoderm der Allantois aufliegt, seinen bekannten hohen Plasmasaum plötzlich verliert und mit dem Mesoderm in enge Beziehung tritt. Die reihenförmige Anordnung der Entodermzellen erscheint unterbrochen; einzelne Entodermzellen drängen sich in den Verband der Mesodermzellen. Diese Erscheinung ist nur kurze Zeit hindurch und auch dann nur innerhalb einer sehr beschränkten Zone wahrnehmbar.

Der Schnitt Fig. 18, ein Celloidinpräparat, sieht wesentlich anders

aus, als die entsprechenden Abbildungen bei SELENKA, ROBINSON und RAVN. Ein Proamnion ist, wie man sieht, nicht vorhanden. Ebensovienig gibt es hier einen »pericephalen Abschnitt des embryonalen Cöloms«, wie ihn RAVN für Mäusestadien dieser Entwicklung beschreibt.

Eine Keimblase, deren Embryo fünf Urwirbelpaare gebildet hatte, präsentierte sich in uneröffnetem Zustande so, wie es Fig. 19 zeigt. Dieser Keim stammt aus dem Uterus eines Tieres, das  $9\frac{3}{4}$  Tage nach der Befruchtung getötet worden war. Die Insassen dieses Uterus waren von sehr ungleicher Entwicklung. Zwei andre Keime, deren Präparation ebenfalls in toto gelang, zeigten das Aussehen der Fig. 17, bzw. der Fig. 15. Der hier abgebildete Keim, dessen größte Länge etwa 2 mm beträgt, hat, wie seine gefälte linke Wand zeigt, bei der Präparation etwas gelitten. Die Calotte besteht aus Trophoblast und Deciduummassen, sowie einem Teile des äußeren Dottersackblattes. Der Embryo wurde unter denselben Verhältnissen wie die früher besprochenen Präparate gezeichnet. Gegen Fig. 17a fällt vor allem auf, daß der vordere Schenkel des Embryo viel länger geworden ist. Während im Objekt der Fig. 17a die Länge des vorderen Schenkels des Embryo sich zur Länge des ganzen Keimes wie 1 : 3 verhielt, ist das Verhältnis jetzt fast 1 : 2. Am Centralnervensystem, das durch das Amnion und das viscerale Blatt des Dottersackes hindurchschimmert, erkennt man die Anlage des Prosencephalon. Der Schatten, durch den sich die beiden Wölbungen nach rückwärts abgrenzen, deutet an, daß die beiden Prosencephalonhälften leicht übergekippt sind. Der quergestellte Wulst, dessen seitliche Enden in die Wand des Dottersackes überzugehen scheinen, entspricht der Herzanlage. Unterhalb der Herzanlage liegt ein schmaler, dreieckiger, scharfer Schatten, der durch die Einziehung der vorderen Darmforte bedingt ist. Die beiden säulenartigen, sich nach unten zu verjüngenden Schenkel sind die Anlagen des Mesencephalon und Rhombencephalon. Diese Teile waren im Stadium des Modelles Fig. 17 viel kürzer und wegen der geringeren Länge des ganzen Embryo weniger steil ansteigend. Der Schatten zwischen den beiden Mesencephalon-Rhombencephalonhälften entspricht der Medullarrinne. Von dem etwas verknitterten Amnion ist nur die Kuppe deutlich zu sehen, seine seitlichen sowie seine vor dem Prosencephalon gelegene Insertion sind nicht zu sehen. Über diese Verhältnisse dürften aber die Fig. 17a und b genügende Klarheit verschafft haben. Das oberhalb des Amnion gelegene, etwas nach der linken Körperseite des Embryo verschobene Licht entspricht der relativ kleinen Allantois.

Für ein andres Ei (Fig. 20), das ebenfalls fünf Urwirbelpaare gebildet hatte, wurde die Seitenansicht gewählt, um die Vorstellung von der Entwicklung der Körperform zu vervollständigen. Der Ectoplacentalconus des in ZENKERScher Flüssigkeit fixierten Embryo ist teilweise so weit abpräpariert, daß man die weiß erscheinende Wandverdickung, die durch die Einstülpung des Bodens der Ectoplacentalhöhle entstanden ist, zu Gesicht bekommt. Erwähnenswert ist, daß der Ectoplacentalconus um diese Zeit der Entwicklung dermaßen vascularisiert ist, daß er im fixierten Präparate leicht zerbröckelt und sich ohne Eröffnung der Keimblase leicht abheben läßt. Der unter diesem hellen Teile gelegene dunklere Abschnitt entspricht der dünnwandigen Pleuroperitonealhöhle. Deutlich unterscheidet man die Wölbung des prall gespannten Amnion. Die Allantois ragt weit in das Innere der Pleuroperitonealhöhle hinein, ohne indes den Boden der ehemaligen Ectoplacentalhöhle zu erreichen. Der Embryo ist zweischenkelig, sein Rücken ist konkav, die Bauchfläche konvex. Beide Schenkel des Embryo sind ungefähr gleich lang. Am vorderen Schenkel unterscheidet man die vordere Abgrenzung des Prosencephalon. Eine Abgrenzung dieses Hirnteiles vom Mesencephalon ist bei seitlicher Ansicht nicht gegeben. Die obere der beiden, linkerseits zu sehenden Einziehungen ist durch den sich vorwölbenden Herzwulst bedingt, während die untere Einziehung der vorderen Darmpforte entspricht.

Das Amnion scheint auf der Allantois zu inserieren. In Wirklichkeit besteht aber noch keinerlei Verbindung zwischen beiden. Die von RAVN (23) beschriebene Ectodermbekleidung der Allantois kommt erst bei älteren Stadien zustande. Am hinteren Ende des Embryo, der ein wenig von der linken Seite her gesehen ist, sieht man eine zarte, durch einen Schatten kenntliche Einziehung, die erste Andeutung der hinteren Darmpforte. Betrachtete man den Embryo von der Bauchseite her, so sah man die hintere Darmpforte als winziges, nadelstichtartiges Loch. Die vordere Darmpforte ist eher kraterförmig gestaltet. Von der hinteren Darmpforte gehen zwei niedere Falten aus, die den axialen Teil des caudalen Schenkels zwischen sich einschließen. Es sind dies die seitlichen Darmfalten.

Die nächste, sehr auffällige Formveränderung der Keimblase wird durch fortgesetztes Breitenwachstum hervorgerufen. Die Keimblase nimmt die Form eines Ballons an. Ein solches Stadium von 10 Tagen 16 Stunden ist in Fig. 21 abgebildet. Die tadellos erhaltene, in Formol-Alkohol fixierte Blase, die auch bei der Präparation in keiner Hinsicht gelitten hat, gewinnt durch die mächtige Ausdehnung der

Pleuroperitonealhöhle ein etwas abenteuerliches Aussehen. Von dem Vorkommen solcher Gebilde kann man keine Vorstellung haben, wenn man nur die Durchschnittsbilder kennt, die in der einschlägigen Literatur abgebildet wurden. Betont sei, daß diese Gestalt für Embryonen von sechs bis acht Urwirbelpaaren typisch ist. Die Geschwister dieser Keimblase zeigten alle ungefähr dieselbe Gestalt, bis auf eines, das erst fünf Urwirbelpaare gebildet hatte. Die Länge des ganzen Präparates betrug etwa  $2\frac{1}{4}$  mm. Der Embryo ist weiter gegen den Ectoplacentarconus zu gewachsen. Die Länge des vorderen Schenkels verhält sich zur Höhe der ganzen Blase ungefähr wie 7 : 12. Die beiden Prosencephalonhälften sind in die Breite gewachsen. Lateralwärts überragen sie das Mesencephalon, nach vorn zu bilden ihre zugespitzten Enden eine dachartig überhängende Fläche. Das Herz ist anscheinend kugelförmig und enthält eine linke und eine rechte Höhle. Zu beiden Seiten des Herzens und hinter ihm sieht man das säulenförmige Mesencephalon, dessen seitliche Ränder im Stadium der Fig. 19 noch vollständig vom Herzwulst überdeckt waren. Unterhalb des Herzens liegt die vordere Darmforte. Cranialwärts ist sie von zwei etwas aufgeworfenen, einander in stumpfem Winkel treffenden Lippen begrenzt. Die caudale Fortsetzung der Anlage des Centralnervensystems ist durch das segmentierte Mesoderm, das mit dem Längenwachstum des Embryo nunmehr in der vorderen Hälfte des Keimes deutlich sichtbar wird, verdeckt. Das Amnion ist faltenlos, seitlich bis zu seiner Insertion zu verfolgen. Das mediale, über dem Amnion befindliche Licht entspricht der Allantois. Nach der Öffnung der Keimblase zeigte es sich, daß die Allantois die Ectoplacentarplatte bereits erreicht und begonnen hatte, in sie einzuwachsen.

Die schematisch anmutende, aber ganz getreue Fig. 22 ist das Bild, das die aufpräparierte Keimblase, in Cedernöl aufgeheilt, bei durchfallendem Lichte darbot. Das Objekt wurde so geneigt, daß man in die hinteren Partien Einblick gewinnt. Da man ins Innere der Blase sieht, ist dem Beschauer die dorsale Seite zugewendet. Die Region des segmentierten Mesoderms ist durch den cranialen Schenkel des Embryo verdeckt. Vor allem sei auf die fast vollendete Symmetrie des embryonalen Bezirkes hingewiesen. Etwas exzentrisch, nach links verschoben ist nur die an ihrer Basis abgetragene Allantois. Die äußerst flache caudale Medullarrinne erinnert an die Verhältnisse in der hinteren Hälfte des Modelles Fig. 17b. Der eigentümliche Bau des Vorderendes des Centralnervensystems kommt in der Schattenwirkung zum Ausdruck. Die zugespitzten, nach vorn ausgebreiteten Fortsätze des

Prosencephalon (Fig. 21) erscheinen als hellere Halbmonde, während die Hauptmasse des Prosencephalon als nicht ganz gleich große Kugeln erscheinen. Die Kontur des Herzens ist nur schwach angedeutet. Die scharfe Linie unter der Allantois ist durch den Amnionansatz bedingt.

### C. Über die Vorgänge, durch die der rückenkonkave Embryo rückenkonvex wird.

Die nächsten Stadien sind durch die Drehung des Embryo charakterisiert. Die Embryonen sind zunächst noch wie in den früheren Stadien rückenkonkav, haben aber bereits jene eigentümlichen Drehungen begonnen, durch die schließlich eine Gestalt erreicht wird, deren wichtigstes Kennzeichen die Bauchkonkavität ist. Fig. 23 ist das Bild einer Keimblase von  $10\frac{1}{2}$  Tagen, die nach Fixierung in Sublimat-Alkohol in der gewohnten Weise präpariert und bei auffallendem Lichte gezeichnet wurde. Die Keimblase ist vorzüglich erhalten und weist kein einziges Fältchen auf. Sie wurde, um die Region des offenen Darmes zur Geltung zu bringen, derart orientiert, daß dem Beschauer der offene Darm zunächst liegt. Das parietale Blatt des Dottersackes ist, gleichwie in den früheren Stadien, abpräpariert worden, so daß man direkt in die hintere Darmpforte hineinsieht. Die ganze Blase ist nunmehr eiförmig. Diese Form leitet sich ohne weiteres aus der Gestalt des Stadiums der Fig. 21 ab. Der Querdurchmesser ist größer geworden und die der Körpermitte des Embryos entsprechende (in bezug auf den einstigen Eicylinder) antimesometrale Verjüngung des Keimes verschwunden. Die Höhe der ganzen Blase betrug  $2\frac{3}{4}$ , die Breite 3 mm.

Der Embryo der Fig. 19 und 21 liegt noch genau »äquatorial«. Es ist leicht einzusehen, daß die Enden seiner beiden Schenkel, der Kopf und die Schwanzspitze, bei weiterem, in der ursprünglichen Richtung fortgesetztem Wachstum am Ectoplacentarconus mit zur Berührung kommen müßten. Der Embryo wächst nun aber nicht in dieser Richtung weiter, sondern kommt durch eine Drehung seines Körpers in die Lage, in den Raum der lateralen (lateral vom Standpunkte der früheren Stadien bis einschließlich des Stadiums der Fig. 21) Ausbuchtungen der Keimblase hineinwachsen zu können. Es ist nun sehr eigentümlich, daß dieser Raum schon gebildet ist, ehe noch der Embryo mit seiner Drehung begonnen hat. Dieses Verhältnis ist nicht ohne Analogie. Es erinnert etwa an die Einstülpung des Bodens der Ectoplacentarhöhle, die sich ereignet, bevor ihn die Allantois, die ihn später durchwächst, berührt; oder an die Einbuchtung der medialen

Hemisphärenwände, in deren Mulde erst später die Thalamusanlage hineinwächst.

Die Drehung des Embryo ist von RAVN (23) sehr genau an der weißen Maus studiert worden. Der Übergang des Embryo aus der dorsalwärts konkaven in die ventralwärts konkave Form vollzieht sich nicht etwa so, daß sich der Embryo zuerst gerade streckt und sich dann nach der entgegengesetzten Seite krümmt. Dieser Modus wäre schon durch die Art der Verbindung des Embryo mit der Dottersackwand ausgeschlossen. »Vielmehr dreht er seinen Körper um dessen Längsachse rechts um, indem er seine gekrümmte Form beibehält, so daß er nach erfolgter Drehung die jetzt in der Längsrichtung konvexe Dorsalfläche gegen die Innenwand der Keimblase wendet, während ja früher die (damals konvexe) Ventralfläche gegen dieselbe kehrte.« RAVN hat auch gezeigt, daß dieser Drehungsmodus durch das Verhalten des Darmstieles und die Gestalt des Amnion bewiesen wird.

Der Embryo der Fig. 23 hat seine Drehung nach rechts begonnen. Seine beiden Schenkel sind viel länger geworden. Sie liegen infolge der Drehung »lateralwärts« gerichtet, so daß für weiteres Wachstum genügend Raum vorhanden ist. Das Wachstum in die Länge ist mit einer weiteren Abschnürung Hand in Hand gegangen. So sieht man, daß der Embryo ein ganz freies, in seiner ganzen Ausdehnung in die Pleuroperitonealhöhle hineinragendes Herz hat, was früher (vgl. die Seitenansicht Fig. 20) nicht der Fall war. Der offene Darm ist von den zwei unter einem spitzen Winkel sich vereinigenden, leicht erhabenen seitlichen Darmfalten begrenzt, die in der Zeichnung als helle Streifen zum Ausdruck kommen. In der Bauchnabelöffnung bemerkt man drei Urwirbelpaare. Im ganzen hatte der Embryo acht bis neun Urwirbel. Der vordere Teil der Bauchnabelöffnung ist breit und stumpf, der hintere schmaler und spitz auslaufend. Die vordere Darmpforte ist bei dieser Lage der Keimblase nicht zu sehen, die hintere erscheint als kleines Loch. Der hintere Schenkel des Embryo enthält nunmehr gleich dem vorderen bereits ein beträchtliches Stück geschlossenen Darmes. Der helle, den Schwanz begleitende Streifen ist ein bei dieser Stellung der Keimblase das Licht reflektierender Umschlagsrand des Amnion, das sonst wegen der relativ bedeutenden Dicke der Blasenwand nicht zur Geltung kommt. Die scheinbare Zweiteilung der Keimblase in eine hellere und dunklere Partie entspricht nicht mehr der eingestülpten Ectoplacentarhöhle, sondern der das Licht reflektierenden, noch sehr kleinen, aber doch schon als scheibenförmiges Gebilde darstellbaren Placenta, der in diesem Präparate Deciduummassen auflagern.

Die Allantois ist nicht zu sehen. Nach der Eröffnung der Keimblase zeigte es sich, daß das Hirnrohr im Bereiche des Mesencephalon bereits geschlossen war.

Der Embryo ist vom Stadium der Fig. 21 an, da die Allantois den ehemaligen Boden der Ectoplacentarhöhle erreicht hat, an zwei Stellen mit der Keimblasenwand verbunden, nämlich durch die Allantois, die RAVN von dieser Zeit an »Bauchstiel« nennt, und zweitens durch die Verbindung zwischen Darm und Dottersack. Diese Verbindung umfaßt im Stadium der Fig. 23 noch ein beträchtliches Areal, das durch weitere Einschnürung immer kleiner wird. Nach und nach bildet sich die Bauchnabelöffnung zu einem langen, schmalen Spalt um. Zuletzt steht der Darm nur mehr mittels eines kurzen, die Vasa omphalomeseraica einschließenden Stranges, dem »Darmstiel« (RAVN) mit der Keimblasen- oder Dottersackwand in Verbindung. Es liegt nicht im Plane dieser Arbeit, auf die Fülle von Details einzugehen, die sich bei der Verfolgung der zur Verbindung von Bauchstiel und Darmstiel führenden Vorgänge ergeben. Bezüglich des Schicksals dieser Teile sei daher auf RAVNs (23) Arbeit verwiesen.

Ein Teil der Drehungsmanöver ließ sich bei den Geschwistern des Embryo der Fig. 23 verfolgen.

Der am wenigsten entwickelte Embryo, der sieben bis acht Urwirbelpaare gebildet hatte, lag in einer Keimblase, die der der Fig. 21 sehr ähnlich war. Er hatte noch dieselbe Steilstellung wie der Embryo der Fig. 21, der vordere und der hintere Schenkel waren einander fast parallel. Der craniale Schenkel des Embryo hatte eine Drehung von beiläufig  $20^\circ$  nach rechts vollzogen, der caudale Schenkel war um etwa ebensoviel nach links gedreht. Die beiden Schenkel drehen sich, wie das schon RAVN beobachtet hatte und auch aus Fig. 23 ersichtlich ist, in entgegengesetzter Richtung. Die früher zitierte Definition der Drehung, die als »rechts um« bezeichnet wurde, bezieht sich daher auf den gestreckt gedachten Embryo, dessen Kopf nach oben gerichtet ist. Die Allantois dieses Embryo erschien noch als direkte Fortsetzung des hinteren Schenkels.

Ein anderer Embryo desselben Uterus hatte bereits zehn Urwirbelpaare. Sein vorderer Schenkel hatte eine Drehung von ungefähr  $45^\circ$  nach rechts, sein hinterer Schenkel eine ebenso große Drehung nach links gemacht. Außerdem hatten sich die Enden der beiden Schenkel, Kopf und Schwanz, dem Boden der Keimblase genähert, so daß die Längsachsen dieser Teile einander nicht, wie dies früher der Fall war, parallel waren, sondern miteinander einen spitzen Winkel bildeten.

Die Allantois hatte ihre frühere Lage beibehalten. Sie erschien daher nicht mehr als die direkte Fortsetzung des hinteren Schenkels, sondern schloß mit dessen Längsachse einen Winkel ein.

Ein weiterer Embryo desselben Uterus hatte gar schon 14 Urwirbel-paare gebildet. Er war durch die fortgesetzte Rechtsdrehung und Neigung der Schenkel gegen den Boden der Keimblase rückenkonvex und erinnerte, abgesehen von einer leichten Knickung an der Stelle, wo hinterer und vorderer Schenkel einander treffen, bereits an die bekannte rückenkonvexe Form anderer Säugerembryonen.

Leider ist es mir versagt, diese vier Embryonen ein- und desselben Uterus nebeneinander abbilden zu können. An der Hand des so auffälligen Drehungskriteriums ließe sich eklatant beweisen, daß die oft behauptete Gleichheit der Embryonen desselben Uterus wenigstens bei älteren Stadien nicht immer vorhanden ist. Da bei der Präparation der drei zuletzt erwähnten Stadien einige Defekte des Dottersackes zustande kamen, seien drei Abbildungen von Stadien aus andern Uteris gebracht. Die Art der Drehung dürfte auch aus diesen, allerdings weniger glücklich abgestuften Stadien ersichtlich sein.

Fig. 24 ist das Bild eines Embryo, der etwas weiter entwickelt war als der oben erwähnte Embryo von sieben bis acht Urwirbelpaaren. Er entstammt dem Uterus eines Tieres, das 11 Tage nach der Befruchtung getötet worden war. Die placentare Hälfte der Keimblase wurde abgeschnitten. Man sieht also in die ungemein geräumige Pleuroperitonealhöhle hinein. Bei der Präparation riß die Allantois von ihrer placentaren Insertionsstelle, sie bedeckt mit ihrer pinienförmigen Endausbreitung die mittleren Partien des Embryo. Dieser ist von einem prall gespannten, faltenlosen Amnion bedeckt. Sein vorderer Schenkel ist nach rechts gedreht und bereits etwas gegen den Boden der Keimblase gesenkt. Der rechte Kontur des Herzens ist sichtbar. Das Hirnröhr ist teilweise geschlossen, doch kommen die Details wenig zum Ausdruck (vgl. Fig. 26), da der Kopf bei auffallendem Licht in der Aufsicht gezeichnet wurde. Der hintere Schenkel des Embryo erscheint von seinem caudalen Ende gesehen. Da das offene Rückenmarksröhr nach links sieht, muß dieser Schenkel eine Linksdrehung ausgeführt haben. Beachtenswert ist das Verhalten des Amnion. Es ist im Laufe der Entwicklung nicht nur absolut, sondern auch relativ größer geworden. Der vordere Schenkel des Embryo wird vom Amnion allseits umhüllt, so daß eine Drehung dieses Schenkels auf das Amnion keinerlei Einfluß ausüben kann. Der hintere Schenkel besitzt eine vom Amnion umhüllte Dorsalfläche und eine von Splanchnopleura gebildete, den

geschlossenen Darm bedeckende Ventralfläche, die natürlich frei in die Pleuroperitonealhöhle hineinsieht. Wenn der hintere Schenkel nun seine Linksdrehung beginnt, rollt er die linke Anheftungslinie seiner Amnionbedeckung nach rechts, die rechte Ansatzlinie aber nach links. Durch diesen Vorgang entsteht notwendig der in der Figur rechts unten zu sehende, scheinbare Amniondefekt, der bei fortgesetzter Linksdrehung des caudalen Schenkels und Senkung gegen den Boden der Keimblase immer kleiner wird. Schließlich kommen, wie RAVN berichtet, die mesodermalen Flächen der den Defekt begrenzenden Amnionpartien miteinander in Berührung und verwachsen miteinander. Der caudale Schenkel ist dann vollkommen vom Amnion eingehüllt. Die Allantois besteht größtenteils aus einem sehr lockeren Gewebe. Sie entspringt mit einem zarten, ziemlich kompakten Stiele aus der nach rechts schauenden Bauchfläche des caudalen Schenkels des Embryo.

Fig. 25 zeigt eine Keimblase vom 12. Tage, in deren placentare Hälfte ein Loch geschnitten wurde. Die Keimblase hat die Form eines Eies. Der vordere Schenkel des Embryo hat sich so weit nach rechts gedreht und gegen den Boden der Keimblase zu gesenkt, daß seine Längsachse mit der Längsachse der Keimblase, die auf der Längsachse des einstigen Keimcylinders normal steht, annähernd parallel ist. Der hintere Schenkel hat sich jetzt ebenfalls gegen den Boden der Keimblase gesenkt, so daß ein größerer Teil seiner Rückenfläche mit der engen Rückenmarksrinne sichtbar wird, während in Fig. 24 der hintere Schenkel dank seiner damaligen Stellung in der Aufsicht zu sehen war, so daß seine weit offene Rückenmarksrinne im Querschnittsbild erschien. Die Körpermitte des Embryo liegt in der Tiefe des Eies, durch einen kurzen Darmstiel mit der Keimblasenwand verbunden. Das Amnion ist etwas eingeschrumpft, der Kopf des Embryo in der Aufsicht gesehen, weshalb man über die Konfiguration seiner Höhlen kein klares Bild gewinnt. Die Allantois wurde mit Teilen der Placenta abpräpariert, so daß ihr Gefüge dichter erscheint wie in der Fig. 24. Die Längsachse der Allantois schließt mit der Längsachse des caudalen Schenkels des Embryo einen stumpfen Winkel ein. Die Länge der Keimblase betrug etwa 3 mm, ihre Breite etwa 2 mm.

Der Embryo der Fig. 26 stammt aus einem Uterus vom 12. Tage der Gravidität. Die Gestalt dieses Embryo ähnelt bereits sehr der anderer Wirbeltierembryonen, die keine Entypie des Keimes aufweisen. Die Rückenfläche ist konvex, die Bauchfläche konkav gekrümmt. Bei Vollendung der Rechtsdrehung hat sich der Embryo mit der linken Körperseite dem Boden der Keimblase genähert und durch diese

Lageveränderung die Abknickung seiner Körpermitte ausgeglichen. Bei der jetzigen Lage des Embryo ist wegen der günstigeren Beleuchtung eine Unterscheidung der einzelnen Hirnteile möglich geworden. Das Prosencephalon ist, soweit es sichtbar ist, vollständig geschlossen (vorn ist ein kleiner Neuroporus anterior vorhanden), das Mesencephalon hat ein dünnes Dach, durch das seine Höhle durchschimmert. Das Rhombencephalon ist noch offen. Seitlich zeichnet sich über dem Herzen der erste Kiemenbogen deutlich ab. Das Rückenmark ist bis auf einen kleinen Abschnitt im Bereiche des Körperendes geschlossen. Die Amnionhöhle ist sehr geräumig geworden.

Die nächsten Stadien sind dadurch ausgezeichnet, daß sich das Amnion an die Keimblasenwand anzulegen beginnt, wodurch die Pleuroperitonealhöhle allmählich vollkommen verschwindet.

Wien, im Mai 1909.

---

### Verzeichnis der zitierten Autoren.

1. L. W. BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Gießen 1852.
2. — Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Abhandl. d. K. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. X. München 1866.
3. R. BONNET, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1907.
4. G. BURCKHARD, Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. 1901.
5. H. CHRISTIANI, L'inversion des feuillets blastodermiques chez le rat albinos. Arch. de Phys. norm. et pathol. Vol. XXIV. 1892.
6. J. DISSE, Die Vergrößerung der Eikammer bei der Feldmaus (*Arvicola arvalis*). Arch. mikroskop. Anat. Bd. LXVIII. 1905.
7. M. DUVAL, La placenta des rongeurs (Suite 1). Troisième partie. Journal de l'anatomie et de la physiologie etc. 1891.
8. A. FRASER, On the Inversion of the Blastodermic Layers in the Rat and Mouse. Proceed. of the Royal Society, No. 223, 1883 (received December 18. 1882).
9. L. GERLACH, Über die Bildung der Richtungskörper bei *Mus musculus*. Festschrift für J. ROSENTHAL. Wiesbaden 1906.
10. O. GROSSER, Vergleichende Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wien und Leipzig 1909.
11. HOEHNE, Über das bisherige Ergebnis einer systematischen Untersuchung der Flimmerung im Gebiete d. weibl. Genitalapparates. In: Zentralbl. f. Gynäkologie. 1908.

12. J. W. JENKINSON. A Reinvestigation of the Early Stages of the Development of the Mouse. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. XLIII. 1900.
13. F. KEIBEL, Die Entwicklung der äußeren Körperform d. Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten. Handbuch der vergleich. u. experiment. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. I. Bd. 2. Teil. Jena 1906.
14. — Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 8. Heft, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1906.
15. R. KOLSTER, Zur Kenntnis der Embryotropie beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte. 1. Abteil. Bd. XXII.
16. C. KUPFFER, Das Ei von *Arvicola arvalis* und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. Sitz.-Ber. d. k. b. Akad. d. W. II. Kl. 1882. V.
17. H. LAMS et J. DOORME, Nouvelles recherches sur la Maturation et la Fécondation de l'Oeuf des Mammifères. Arch. d. Biolog. T. XXIII. 1907.
18. LOTT in A. ROLLETT, Untersuchungen II. Leipzig 1871.
19. MANDL, Über das Epithel im geschlechtsreifen Uterus. Zentralbl. f. Gynäkologie. 1908.
20. MANN, Physiological Histology. 1902.
21. H. MELISSINOS, Die Entwicklung des Eies der Mäuse (*Mus musculus* var. *alba* u. *Mus rattus albus*) von den ersten Furchungsphänomenen bis zur Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte. Arch. mikr. Anat. Bd. LXX. 1907.
22. D. PUJULA, Die Frage der Riesenzellen bei der Entwicklung der Maus. Actas y memorias del primer congreso de naturalistas Españoles. Zaragoza 1909.
23. E. RAVN, Zur Entwicklung des Nabelstranges der weißen Maus. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1894.
24. — Über das Proamnion, besonders bei der Maus. Ebenda 1895.
25. B. C. REICHERT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1861.
26. A. ROBINSON, Observations upon the Development of the Segmentation Cavity, the Archenteron, the Germinal Layers, and the Amnion in Mammals. Quart. Journ. Micr. Sci. XXXIII. 1892.
27. J. SCHAFFER, Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren. Monatssehr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XXVIII.
28. — Über die Unterkieferspeicheldrüse der Insektivoren. Diese Zeitschr. 1908.
29. E. SELENKA, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 1. Heft, Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.
30. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 3. Heft, Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Wiesbaden 1884.
31. SOBOTTA, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
32. — Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalten. Arch. mikr. Anat. Bd. LXI. 1903.
33. — Weitere Mitteilungen über die Entwicklung des Eies der Maus. Anat. Anz. Bd. XXXII. 1908.
34. A. TAFANI, La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic. Firenze. 1888.

## Erklärung der Abbildungen.

## Figurenbezeichnungen:

<i>A.</i> , Allantois;	<i>K.F.</i> , Kopffortsatz;
<i>A.H.</i> , Amnionhöhle;	<i>M.</i> , Mesoderm;
<i>Am.</i> , Amnion;	<i>p.D.</i> , parietales Blatt des Dotterentoderms;
<i>A.N.</i> , Amnionnabel;	<i>P.H.</i> , Pleuroperitonealhöhle;
<i>B.G.</i> , Blutgefäß;	<i>pr.e.Ec.</i> , primäres embryonales Ectoderm;
<i>B.M.R.</i> , Boden der Medullarrinne;	<i>Pr.H.</i> , Proamnionhöhle;
<i>C.A.E.</i> , Verbindungskanal zwischen Amnionhöhle und Ectoplacentalhöhle;	<i>P.S.</i> , Primitivstreifen;
<i>Ch.</i> , Chorda;	<i>s.A.F.</i> , seitliche Amnionfalte;
<i>D.</i> , Darm;	<i>S.F.A.</i> , Schwanzfalte des Amnion;
<i>E.</i> , Entoderm;	<i>v.D.</i> , viscerales Blatt des Dotterentoderms;
<i>E.C.</i> , Ectoplacentalconus;	<i>v.E.P.S.</i> , vorderes Ende des Primitivstreifens.
<i>e.Ec.</i> , embryonales Ectoderm (sekundäres Ectoderm);	
<i>E.H.</i> , Ectoplacentalhöhle;	
<i>ex.Ec.</i> , extraembryonales Ectoderm;	

## Tafel VI—VIII.

Fig. 1, Taf. VI. Bild einer frei im Uteruscavum gelegenen Keimblase der Ratte vom 4. Tage nach der Befruchtung. Sublimat-Alkoholfixierung,  $10\mu$  dicker Celloidinschnitt. 540 : 1.

Fig. 2, Taf. VI. Bild einer in einer schmalen Bucht des Uterus gelegenen Keimblase der Ratte vom 4. Tage nach der Befruchtung. Das Uterusepithel ist an der Seite, wo durch den Einfluß des Eies die Mulde entstanden ist, rein quer getroffen und zeigt Reste des Flimmerhaarbesatzes.

Fig. 3, Taf. VI. Teil einer  $6\frac{3}{4}$  Tage alten Keimblase der Ratte. Annähernd medianer Sagittalschnitt. Formol-Alkoholfixierung,  $10\mu$  dicker Celloidinschnitt. 160 : 1.

Fig. 4, Taf. VI. Teil einer Keimblase der Ratte vom Ende des 7. Tages. Formol-Alkoholfixierung,  $6\mu$  dicker Celloidin-Paraffinschnitt. 540 : 1.

Fig. 5a, Taf. VI. Aus der Decidua auspräparierte Keimblase der Ratte vom Anfang des 8. Tages. Länge des ganzen Objektes  $1\frac{1}{4}$  mm. Formol-Alkoholfixierung. Hämatoxylinfärbung, Cedernöldurchtränkung, durchfallendes Licht, Ansicht von vorn. 21 : 1.

Fig. 5b, Taf. VI. Die Keimblase der Fig. 5a von der Seite gesehen.

Fig. 6, Taf. VI. Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens einer aus der Decidua auspräparierten, dem Objekt der Fig. 5 ähnlichen Keimblase der Ratte. Formol-Alkoholfixierung,  $15\mu$  dicker Celloidinschnitt. 210 : 1.

Fig. 7, Taf. VI. Schnitt durch den Kopffortsatz und das Ende des Primitivstreifens einer Keimblase der Ratte vom Ende des 9. Tages (Objekt der Fig. 10). Formol-Alkoholfixierung,  $15\mu$  dicker Celloidinschnitt. 210 : 1.

Fig. 8, Taf. VIII. Bild der hinteren Hälfte einer bei 166,6facher Vergrößerung modellierten  $8\frac{1}{2}$  Tage alten Keimblase der Ratte. Ectoderm weiß, Mesoderm rot, Entoderm blau. Die Keimblase wurde in Formol-Alkohol fixiert und nach der Celloidin-Paraffinmethode in eine Serie  $6\mu$  dicker Schnitte zerlegt.  $\frac{1}{3}$  der Modellgröße.

Fig. 9, Taf. VI. Querschnitt durch die Mitte eines aus der Decidua auspräparierten Keimes der Ratte, der dem Original der Fig. 8 ähnlich war. Formol-Alkoholfixierung.  $15\mu$  dicker Celloidinschnitt. 210 : 1.

Fig. 10, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierter Keim der Ratte vom Ende des 9. Tages, bei auffallendem Licht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet. Formol-Alkoholfixierung. 21 : 1.

Fig. 11, Taf. VI. Querschnitt durch die Pleuroperitonealhöhle des Keimes, der Fig. 10 abgebildet ist.  $15\mu$  dicker Celloidinschnitt. 140 : 1.

Fig. 12, Taf. VI. Teil eines Schnittes durch eine Keimblase der Ratte von 9 Tagen. Der Amnionnabel ist vom Schnitte der Länge nach getroffen.

Fig. 13a, Taf. VIII. Abbildung der vorderen Hälfte eines bei 150facher Vergrößerung hergestellten Modelles von einer Rattenkeimblase vom Anfange des 10. Tages. Die Keimblase war in Formol-Alkohol fixiert und wurde in eine Serie von  $10\mu$  dicken Celloidinschnitten zerlegt.  $\frac{1}{3}$  der Größe des Modells.

Fig. 13b, Taf. VIII. Abbildung der hinteren Hälfte des Modells, dessen vordere Hälfte in Fig. 13a dargestellt ist.

Fig. 14, Taf. VII. Teil der hinteren Hälfte einer aus der Decidua auspräparierten Rattenkeimblase unbekanntes Alters; bei auffallendem Licht auf dunklem Untergrunde gezeichnet. 21 : 1.

Fig. 15, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierte Keimblase der Ratte von  $9\frac{1}{2}$  Tagen. Vorderansicht des bei auffallendem Licht auf dunklem Untergrunde gezeichneten Keimes. 21 : 1.

Fig. 16a, Taf. VIII. Abbildung der vorderen Hälfte einer bei 150facher Vergrößerung modellierten, 10 Tage alten Keimblase der Ratte. Der Keim wurde in Formol-Alkohol fixiert und nach Celloidineinbettung in eine  $10\mu$  dicke Schnittserie zerlegt.  $\frac{1}{2}$  der Modellgröße.

Fig. 16b, Taf. VIII. Bild der hinteren Hälfte des Modells, dessen vordere Hälfte in Fig. 16a abgebildet ist.

Fig. 17a, Taf. VIII. Abbildung der vorderen Hälfte einer bei 150facher Vergrößerung modellierten Keimblase der Ratte vom Ende des 10. Tages. Die Keimblase wurde in Formol-Alkohol fixiert und nach Celloidineinbettung in eine Serie von  $20\mu$  dicken Schnitten zerlegt.

Fig. 17b, Taf. VII. Bild der hinteren Hälfte des Modells, dessen vordere Hälfte in Fig. 17a abgebildet ist.

Fig. 18, Taf. VI. Medianer Sagittalschnitt durch eine  $9\frac{3}{4}$  Tage alte, aus der Decidua auspräparierte Keimblase der Ratte. Formol-Alkoholfixierung, Celloidineinbettung, Lupeneinstellung des aufgehellten Celloidinblockes in die Neapler-Klammer. Schnittstärke  $15\mu$ . 100 : 1.

Fig. 19, Taf. VII. Vorderansicht einer aus der Decidua auspräparierten Keimblase der Ratte, die bei auffallendem Licht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet wurde. Formol-Alkoholfixierung. 21 : 1.

Fig. 20, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierte Rattenkeimblase, deren Embryo fünf Urvirbelpaare gebildet hat. Das in ZENKERScher Flüssigkeit fixierte

Präparat wurde in Seitenansicht bei auffallendem Licht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet. 21 : 1.

Fig. 21, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierte Rattenkeimblase, deren Embryo sechs bis sieben Urwirbelpaare gebildet hatte (Mitte des 11. Tages). Das in Formol-Alkohol fixierte Präparat wurde in Vorderansicht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet. 21 : 1.

Fig. 22, Taf. VI. Die Keimblase der Fig. 21 geöffnet, nach Cedernöldurchtränkung bei durchfallendem Lichte von oben gesehen. 21 : 1.

Fig. 23, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierte Keimblase der Ratte von 10 $\frac{1}{2}$  Tagen bei auffallendem Licht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet. Ansicht von der Seite und von hinten. 21 : 1.

Fig. 24, Taf. VII. Aus der Decidua auspräparierte Keimblase der Ratte vom 11. Tage. Die placentare Seite der Keimblase geöffnet, der Embryo von oben gesehen, bei auffallendem Licht auf dunklem Hintergrunde gezeichnet. Formol-Alkoholfixierung. 21 : 1.

Fig. 25, Taf. VII. Keimblase der Ratte vom 11. Tage, in gleicher Weise wie das Objekt der Fig. 24 fixiert, präpariert und gezeichnet.

Fig. 26, Taf. VII. Keimblase der Ratte vom 12. Tage, gleich den Objekten der Fig. 24 und 25 bearbeitet und gezeichnet.

# Studien über die Phylogenie der Trematoden.

2. *Bucephalus* v. Baer und *Cercaria ocellata* De la Vall.

Von

**D. Th. Ssinitzin,**

Privatdozent an der Moskauer Universität.

Mit Tafel IX und X.

Unter den digenetischen Trematoden gibt es eine Gruppe von Würmern, deren systematische Stellung noch für ganz unaufgeklärt zu betrachten ist. Ich meine das Genus *Gasterostomum*, dessen Cercarienform schon seit lange unter dem Namen *Bucephalus* bekannt ist. Bei einem den andern digenetischen Trematoden ganz ähnlichen äußeren Aussehen und zum Teil auch inneren Bau besitzt das Genus *Gasterostomum* nichtsdestoweniger ein sehr wichtiges morphologisches Unterscheidungsmerkmal, welches ihm eine besondere, isolierte Stellung anweist. Während bei allen digenetischen Trematoden die Mundöffnung sich an dem am Vorderende des Körpers liegenden vorderen Mundsaugnapf befindet und der Darm an seinem Ende Schenkel bildet, liegt beim Genus *Gasterostomum* die Mundöffnung an der Ventralseite, und bildet der Darm einen bloßen Schlauch, der seinem Aussehen und der Lage der Mundöffnung nach an das nämliche Organ bei *Rhabdoceola* erinnert. Diese Eigentümlichkeit im Bau war der Aufmerksamkeit der alten Systematiker entgangen, welche das Kopforgan des *Gasterostomum* für den Mundsaugnapf hielten; einige von ihnen bezeichneten in ihren Abbildungen an demselben sogar die Mundöffnung, den Oesophagus und selbst die Darmschenkel. Infolgedessen wurde das *Gasterostomum* entweder dem Genus *Monostomum* (Rudolphi) oder dem Genus *Distomum* (Dujardin) zugezählt. V. SIEBOLD war der erste, der die Anordnung des Verdauungssystems beim *Gasterostomum* (29) richtig beschrieb. Allein das äußere Ansehen der geschlechtsreifen Formen des *Gasterostomum* und dessen Cercarien, insbesondere aber die Art des Infizierens und der Bau der parthenogenetischen Generation, welche auch, wie

bei dem *Distomum*, in Weichtieren parasitiert, dies alles machte auf die Systematiker einen stärkeren Eindruck als der Bau und die Lage der Verdauungsorgane. Aus diesem Grunde wurde das Genus *Gasterostomum* nur mit Mühe und allmählich von den Distomiden abgetrennt, und ist dies endgültig erst in letzter Zeit geschehen. Ich will hier die Hauptphasen dieses Vorganges andeuten. COBBOLD (9), der dem Genus *Distomum* Retz. die höchste Stufe in der Systematik anwies, brachte das *Gasterostomum* unter dem Namen *Crossodera* (Duj.) in eine gleichwertige Gruppe mit den Genera *Distoma*, *Echinostoma* u. a.; dasselbe tat STROSSICH (26), welcher die Anzahl der Genera Distomidae sehr vermehrte. Etwas weiter ging MONTICELLI (18); denn er schied das *Gasterostomum* in die Subfamilie Gasterostomidae, die der Subfamilie Distomidae gleichwertig war und mit derselben die Familie Distomeae zu bilden hatte. BRAUN (5) schien auch dies nicht genug: »Die Gasterostominen bieten . . . Anhaltspunkte genug dar, um eine besondere Familie für sich zu bilden« (S. 892). Derselben Ansicht ist LOOSS (16), welcher findet: »Die Subfamilien Distominen und Gasterostominen hingegen zeigen nicht nur bemerkenswerte Differenzen in ihrer äußeren Ausstattung, sondern sie entfernen sich auffallend und weit voneinander in ihrem inneren Aufbau« (S. 541).

Die systematische Stellung der Gasterostomidae könnte als festgestellt angesehen werden, wenn es bewiesen wäre, daß der sog. Darm derselben morphologisch dem Darm der Trematoden und der Turbellarien entspricht. Wie schon bemerkt, fehlt es an irgendwelchen wichtigeren Anzeichen, welche die Ausscheidung der Gasterostomidae in eine besondere Gruppe rechtfertigen würden; der Bau und die Anordnung der Organe entspricht im Gegenteil so sehr denjenigen bei den Distomiden, daß das Vorhandensein eines turbellarienähnlichen Darmes als unerklärliche Ausnahme erscheint und einen Zweifel an der Richtigkeit der morphologischen Bedeutung, die dem Darm des *Gasterostomum* beigelegt wird, wachruft. Es ist erklärlich, warum ein solcher Zweifel nicht früher entstanden war; sind ja die Trematoden parasitierende Nachkommen der Turbellarien, so daß es ganz selbstverständlich ist, anzunehmen, daß sich darunter auch solche Formen befinden können, welche die primäre Lage der Mundöffnung und einen turbellarienähnlichen Darm bewahrt haben. Somit erscheint die Aufstellung der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Darmes beim *Gasterostomum* von diesem allgemein angenommenen Standpunkt aus beinahe als überflüssig. Ich aber bin anderer Meinung über die Phylogenie der Trematoden, welche meiner Überzeugung nach eine selbständige und

von den Turbellarien unabhängige Gruppe der Vermes bilden. Dies hat mich bewogen, mich mit dieser Frage zu beschäftigen und den Bau und die Entwicklung der uns interessierenden Organe bei den Gasterostomidae näher zu untersuchen.

Schon im Jahre 1905 schrieb ich (23) folgendes: »Die Mundöffnung befindet sich bei der hermaphroditischen Generation an der Spitze des Kopftheiles. Wir halten dieses Anzeichen für ein höchst wichtiges, da es, wie uns schon bekannt ist, auch der parthenogenetischen Generation eigen ist. In manchen Fällen scheint die Mundöffnung mehr oder weniger weit an die Ventralseite versetzt zu sein, doch ist dies nur scheinbar und kommt daher, daß der Dorsalrand des Mundsaugnapfes der Trematoden stärker als der Ventralrand entwickelt ist. Eine Ausnahmestellung unter den Trematoden nimmt in dieser Hinsicht das Genus *Gasterostomum* ein, bei welchem die Mundöffnung vom Vorderende weit an die Ventralseite gerückt ist. Die Anhänger der Hypothese, welche die Trematoden von den Turbellarien ableitet, sehen im *Gasterostomum* den einzigen Vertreter unter den Trematoden, der die primäre Lage der Mundöffnung bewahrt hat. Um aber diesen Schluß anzuerkennen, muß zuerst bewiesen werden, daß die sog. Mundöffnung bei dem *Gasterostomum* morphologisch wirklich dasselbe Gebilde vorstellt wie der Mund des *Distomum*. Ein solcher Beweis fehlt uns vorläufig, aber Tatsachen, die das Gegenteil beweisen, sind vorhanden. Der mit der erwähnten Öffnung in Verbindung stehende Darm ist dem Darm der Trematoden nicht ähnlich und nimmt bei den verschiedenen Vertretern dieser eine verschiedenartige Lage unter den andern Organen ein: derselbe tritt auf als einfaches sackförmiges Organ, dessen blindes Ende entweder nach vorn gelegen (*G. fimbriatum*), oder der Dorsalseite zugewandt (*G. minimum*), oder endlich nach hinten gerichtet ist (*G. gracilescens*). Diese Tatsachen leiten auf den Gedanken, daß man es hier mit einem (neuen, in statu nascendi, befindlichen)<sup>1</sup> Organ von einer andern morphologischen Bedeutung als diejenige des Darmes der übrigen Trematoden zu tun hat; möglicherweise stellt derselbe in diesem Fall nur einen modifizierten Bauchsaugnapf vor, dessen Wände, in die Tiefe gewachsen, dünner geworden sind und die Funktion der Darmwände übernommen haben. Eine Bestätigung dieser Voraussetzung könnte uns die Entwicklungsgeschichte dieses Organs bei dem *Gasterostomum* geben, leider aber sind unsre Kenntnisse in dieser Beziehung nicht ausreichend; dagegen ist eine andre Tatsache vorhanden, die zugunsten der von uns

<sup>1</sup> Die in Klammern befindlichen Worte fehlen im russischen Text.

verfochtenen Ansicht zeugt, nämlich die Existenz einer solchen Form wie *Gastrophylax*, welche außer einem gewöhnlichen Darm an der Abdominalseite noch eine taschenähnliche Vertiefung besitzt, welcher BRANDES («Die Gattung *Gastrophylax*» in Abhandl. der naturforsch. Gesellsch. Halle, Bd. XXI, 1898) die Bedeutung eines Nebendarmes zuschreibt« (S. 171—172).

Doch konnten diese Beweisgründe nicht für ganz überzeugend gelten, worauf Prof. SCHIMKEWITSCH in demselben Jahre (1905) in einer öffentlichen Debatte mich aufmerksam machte, und ich stellte mir die Aufgabe, Beweise zugunsten der von mir ausgesagten Voraussetzung aufzufinden und formulierte dieselbe durch folgende Sätze: 1) Es ist notwendig, den Bau und die Entwicklung des *Bucephalus* und im besonderen die Entwicklung des Darmes desselben genau zu studieren und mit dem, was darüber bei den Turbellarien und Trematoden bekannt ist, zu vergleichen; 2) von dem Satz ausgehend, daß der primäre Darm der Trematoden bei den Gasterostomidae degeneriert ist, muß man nach irgendwelchen diesbezüglichen Hinweisen in dem sich in Entwicklung befindlichen *Bucephalus* suchen; 3) unter den Cercarien der Distomidae eine solche Form aufsuchen, die ihrem Bau nach als Übergangsform von den Distomidae zu den Gasterostomidae dienen könnte.

Als Material zu meinen Untersuchungen dienten: *Bucephalus polymorphus*, *Buceph. haimeanus*, *Cercaria Dist. folii*, *Cercaria ocellata* und Cercarien einiger anderer Arten. Den *Bucephalus polymorphus* fand ich ziemlich häufig in der Umgegend von Warschau in *Anodonta mutabilis* (8% waren infiziert) und in *Dreissensia polymorpha* (5% infizierter). Was *Unio pictorum* anbetrifft, so war unter den 42 von mir untersuchten Exemplaren kein einziges mit den Sporocysten des *Bucephalus* infiziert. *Bucephalus haimeanus* fand ich nur zweimal, im Jahre 1908, in Sebastopol im *Tapes rugatus* BDD. Auf Grund dieser Befunde ist es jedoch schwer, über die Verbreitung dieser Form im Schwarzen Meer oder auch nur in der Bucht von Sebastopol eine richtige Vorstellung zu erhalten, da ich dieselbe einmal in einem unter 6 mir aus derselben Bucht aus der Mündung des Schwarzen Fließchens (Tschornaja Rietschka) zugestellten Exemplaren von *Tapes rugatus*, ein andermal unter 97 an verschiedenen andern Stellen der Bucht gefangenen Exemplaren fand. Man darf wohl annehmen, daß der *Bucephalus* in der Mündung des Schwarzen Fließchens mehr verbreitet ist als an andern Stellen der Bucht, weil er dort günstigere Bedingungen für seine Entwicklung und für die Infizierung

seiner primären und sekundären Wirte vorfindet. Die übrigen Cercarien fand ich zu verschiedenen Zeiten in der Umgegend von Warschau und Moskau in *Dreissensia polymorpha* und *Limnaeus stagnalis*.

Die Sporocyste und die Cercarie des *Gasterostomum*. Aus dem Ei des *Gasterostomum* entwickelt sich nur eine Sporocyste, welche mit ihren Fortsätzen und Verästelungen die Gewebe ihres Wirtes so dicht durchzieht, daß jeder Versuch, sie unversehrt zu isolieren, von vornherein als mißlungen anzusehen ist. Wie aus meiner ersten Mitteilung (24) schon bekannt ist, erzeugt diese Sporocyste nur Cercarien, aber keine Sporocysten. In ihrem Bau unterscheidet sie sich nicht wesentlich von andern ihr ähnlichen Sporocysten, wie z. B. von denjenigen des *Dist. cygnoides*, *Leucochloridium paradoxum* u. a. (Fig. 1—4). Man könnte hier nur die schwache Differenzierung der Schichten der Körperwände erwähnen; so z. B. hält es sehr schwer, die bei ihr unzweifelhaft vorhandene Muskelschicht zu unterscheiden, und ist es mir nur einmal gelungen in einem durch eine Sporocyste von *Bucephalus polymorphus* bereiteten Schnitte (Fig. 5) dieselbe gewahr zu werden. Diesem Umstand ist wahrscheinlich die befremdliche Tatsache zuzuschreiben, daß ZIEGLER, der eine so ins einzelne gehende Arbeit über *Bucephalus polymorphus* (32) veröffentlicht hat, von den drei die Sporocystenwände bildenden Schichten bloß im Text spricht, ohne seine Worte durch eine Abbildung zu illustrieren, und daß ein anderer Autor, BIERINGER (3), dessen Arbeit den Bau der Sporocysten zum Gegenstand hat, der Sporocysten des *Bucephalus* nur bei der Herzählung des Materials, dessen er sich bei seinen Untersuchungen bedient hatte, erwähnt, in der Folge aber weder im Text noch in den Abbildungen zu denselben zurückkehrt. Einigen Angaben über den Bau der Sporocysten begegnet man bei TENNENT (27), der bei ihnen den Reifungsprozeß der Eier studierte. Ein Vergleich der Fig. 1, 2 und 3, 4 zeigt, daß die Sporocysten von *Buc. haimeanus* kleinere Zellen als *Buc. polymorphus* besitzen und die Wände der alten Sporocysten dünner und einfacher als bei diesen gebaut sind.

Die Cercarie des *Gasterostomum* wurde zum erstenmal von K. E. v. BAER beschrieben, welcher sie zuerst im Jahre 1823, dann im Jahre 1825 in *Anodonta anatina*, *A. cellensis* und in *Unio pictorum* fand. Die originelle, an die Hörner eines Stieres erinnernde Form des Schwanzes und die ungeweine Geschwindigkeit, mit welcher dieselbe ihre Körpergestalt wechselt, veranlaßten diese Cercarie »*Bucephalus polymorphus*« zu nennen. Nach v. BAER wurde dieselbe ziemlich oft in den genannten Weichtieren und auch in *Anodonta cygnea* [Uličny (28)] gefunden, und

seit LACAZE-DUTHIERS (14), der den *Bucephalus haimeanus* aus *Ostrea edulis* und *Cardium rusticum* beschrieb, wurde man auch mit Vertretern von Cercarien im Seewasser lebender Gasterostomidae bekannt.

Das enge genetische Band zwischen *Bucephalus* und *Gasterostomum* ist schon längst vorausgesetzt worden; schon SIEBOLD (22) sagt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie in Kapitel V, welches dem Verdauungssystem der Helminthen gewidmet ist, in einer Anmerkung, daß der *Bucephalus*, der gleich dem *Gasterostomum* die Mundöffnung in der Mitte der Ventralseite hat, wahrscheinlich die Larvenform des letzteren vorstellt. Der Beweis der Richtigkeit dieser Vermutung wurde aber erst im Jahre 1874 von GIARD (12) und insbesondere von ZIEGLER (32) gegeben. Ersterer fand in den Eingeweiden von *Belone* Cysten mit jungen Gasterostomen, und letzterer führte einen genauen Vergleich der Organisation dieser beiden Formen aus und machte Versuche, Fische mit *Bucephalus* zu infizieren, wobei er positive Resultate erhielt. Versuche, Fische mit incystierten Gasterostomen zu füttern, wurden weder von diesen noch von späteren Forschern angestellt; doch genügt auch das, was wir wissen, vollkommen, um darüber, daß *Bucephalus* die Cercarie des *Gasterostomum* ist, keinen Zweifel mehr walten zu lassen.

Bis jetzt kennen wir folgende *Bucephalus*-Arten:

- 1) *Bucephalus polymorphus* v. BAER (2), SIEBOLD (22), WAGNER (31), PAGENSTECHE (19), ULIČNY (28), SSINITZIN (23).  
Gefunden in: *Anodonta anatina*, *A. cellensis*, *A. cygnea*,  
*Unio pictorum* und *Dreissensia polymorpha*.
- 2) *Bucephalus haimeanus* LACAZE-DUTHIERS (14), CLAPARÈDE (8),  
VAULLEGEARD (30), TENNENT (27), PELSENEER (20), SSINITZIN.  
Gefunden in: *Ostrea edulis*, *Cardium rusticum*, *Card. edule*,  
*Syndesmia alba*, *Donax trunculus*, *Mactra subtruncata*,  
*M. solida*, *Tapes pullaster*, *Tapes decussatus*, *T. rugatus*.
- 3) *Bucephalus intermedius* ULIČNY (28) in *Anodonta cellensis*.
- 4) *Bucephalus crux* LEVINSEN (15) in *Modiolaria discors*.
- 5) *Bucephalus cuculus* MC CRADY (10) in *Ostrea virginiana*.
- 6) *Bucephalus* sp.? HASWELL (13) in *Mytilus latus*.

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß wenigstens sechs *Bucephalus*-Arten, die in 18 Arten ausschließlich lamellibranchiater Weichtiere parasitieren, bekannt sind. Stellt man diese Zahlen mit den zehn *Gasterostomum*-Arten, die wir bislang kannten, zusammen, so gelangt man zu dem Schluß, daß uns wenigstens noch vier *Bucephalus*-Arten

fehlen. Ich bin geneigt, zu glauben, daß es sowohl *Bucephalus*- als *Gasterostomum*-Arten noch viel mehr gibt, als man annimmt: es ist möglich, daß einer jeden Weichtierart eine besondere *Bucephalus*-Form entspricht, wie das aus dem Vergleich der Beschreibungen einer und derselben »Art« von in verschiedenen Weichtieren von verschiedenen Forschern gefundenen *Bucephalus* ersichtlich ist. Je nach der systematischen Bedeutung, die diesen Formen beigelegt wird, kann die Anzahl der infizierbaren Weichtierarten, d. h. 17—18, ohne ein großes Wagnis für die Zahl der Formen (Arten oder Varietäten) des *Bucephalus* angesehen werden. Die von mir im Schwarzen Meer gefundene Form setzte ich in die Gruppe *Bucephalus haimeanus*, da sie dieser Art am nächsten steht, und nenne sie *B. haimeanus Tapes rugatus*. Die Unterscheidungsmerkmale dieser Form bestehen in dem Bau des unpaaren Teiles des Schwanzes, was ohne weitere Beschreibungen aus einem Vergleich der Abbildung Fig. 6 mit den Abbildungen LACAZE-DUTHIERS' und anderer Autoren ersichtlich ist.

Vor dem Erscheinen von ZIEGLERS Arbeit hatte man, wie schon erwähnt, von dem Bau des *Bucephalus* eine ziemlich unklare Vorstellung: während die einen [SIEBOLD (22)] die Mundöffnung in dem Bauchsaugnapf zu sehen glaubten, fanden sie andre (v. BAER, PAGENSTECHER, LACAZE-DUTHIERS, ULÍČNY) in dem vorderen Mundsaugnapf, und manche zeichnen sogar die Darmschenkel [PAGENSTECHER, ERCOLANI (11)]. ZIEGLER gab eine umständliche Beschreibung des *Bucephalus*: er war der erste, der auf eine Verbindung der Höhle des Bauchsaugnapfes mit dem sog. Darm mittels einer engen Speiseröhre hinwies und ein volles Bild des histologischen Baues des Kopforgans, insbesondere aber des Schwanzes gab. Dies gestattet mir, mich bei dem Bau der Cercarie des *Bucephalus* nicht länger aufzuhalten und sofort zu der mich interessierenden Frage über den Bau der Embryonen der Cercarien überzugehen.

Auf Fig. 6 α—ζ sind die sechs Hauptentwicklungsstadien des *Bucephalus haimeanus* dargestellt. Die Entwicklung der äußeren Form nimmt denselben Weg wie bei den übrigen Distomiden, und nur die Anlage des künftigen Schwanzes erinnert daran, daß man es hier mit einem *Bucephalus* zu tun hat. Diese Form des Schwanzes ist für alle Vertreter des Genus *Gasterostomum* sehr charakteristisch; doch folgt daraus noch nicht, daß derselbe ein besonderes Gebilde ist, welches bei den Cercarien der Distomiden kein Homologon hat und, wie einige Autoren meinen, zu den Merkmalen gehört, die die Ausscheidung der

Gasterostome in eine besondere Familie rechtfertigen. Der Schwanz der Cercarien ist eines der Organe, welche den größten Veränderungen unterworfen sind, und ist es daher nicht möglich, aus dessen Bau irgendwelche Schlüsse über die systematische Stellung mehr oder weniger großer Trematodengruppen zu ziehen. Aus diesem Grunde müßten dann von den Distomiden alle diejenigen Formen abgetrennt werden, deren Cercarien unter dem Namen *Cerc. cystophora* bekannt sind, da der Schwanz derselben einen so komplizierten Bau hat, daß es sogar schwer hält, irgend eine Ähnlichkeit mit den Schwänzen anderer Cercarien sehr naheverwandter Arten herauszufinden. Daraufhin wären dann auch so nahverwandte Arten wie *Dist. cygnoides* und *Dist. folium* voneinander zu trennen, da die Cercarie der ersteren einen langen Schwanz mit einer Kammer am Vorderende besitzt, in welchem sich die junge Cercarie verbirgt, während die Cercarie des letzteren einen rudimentären Schwanz in Gestalt eines Höckers am Hinterende des Körpers hat. Man kann als festgestellt betrachten, daß alle Cercarien, wenn nicht im erwachsenen, so doch im Embryonalzustand einen Schwanz besitzen; im letzteren Falle ist er ein ursprüngliches, den Vorfahren der Cercarien, d. h. den Trematoden eigentümliches Organ, welches sich gegenwärtig in der Periode der größten Veränderlichkeit befindet und zur Versetzung der Cercarien aus ihrem primären Wirt in den Hilfwirt dient. Da wir den Schwanz für ein homologes Organ bei allen Cercarien halten, so verpflichten wir uns gleichsam die Homologie der verschiedenen Formen von Schwänzen, die bei den Cercarien angetroffen werden, aufzuhellen. Dies ist aber eine so komplizierte und wichtige Frage, daß ich es nicht für möglich erachte, sie im vorliegenden Artikel zu betrachten und mich darauf beschränken will, die morphologische Bedeutung des Schwanzes nur beim *Bucephalus* aufzuklären.

Wie aus Fig. 6a ersichtlich ist, erscheint die Anlage des Schwanzes anfänglich in Gestalt von zwei lateralen Auswüchsen am Ende des Körpers des Embryo. Dieselben liegen der Ventralseite etwas näher, und zwischen ihnen befindet sich das kegelförmige Ende des Körpers. Die folgenden Stadien  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  und  $\epsilon$  zeigen, daß infolge des raschen Wachstums der lateralen Auswüchse diese um sich greifen und das Körperende in sich hineinziehen, so daß dieses der Beobachtung nicht mehr zugänglich ist und erst im Stadium  $\zeta$ , wenn die endgültige Bildung der Schwanzfäden vor sich geht, als unpaarer Auswuchs an dem mittleren Teil des Schwanzes wieder zutage tritt. Bei *Bucephalus polymorphus* erscheint es, ZIEGLERS Zeichnungen nach zu urteilen, auch

im letzten Entwicklungsstadium nicht. Daraus folgt, daß der Schwanz beim *Bucephalus* morphologisch dem Körperende nicht entspricht, und daß dieses an der Bildung desselben nur passiv teilnimmt. Dieser Schluß ist von großer Bedeutung, da er uns verhilft, Anlagen dieses Organs auch bei den Redien zu finden, die, wie bekannt, an dem entsprechenden Teile ihres Körpers ein paar Auswüchse besitzen, deren morphologische Bedeutung bis jetzt unaufgeheilt ist<sup>1</sup>. Indem ich mir die Entwicklung dieses Gedankens bis auf weiteres vorbehalte, will ich hier nur der interessanten Erscheinung erwähnen, daß man ein ganz eben solches Bild bei der Entwicklung des Schwanzes bei den Cercarien der Distomiden beobachten kann, welche als erwachsene Individuen einen gespaltenen Schwanz haben. Besonders lehrreich erscheint in diesem Sinne Fig. 29, welche den Embryo einer mit einem Gabelschwanz ausgestatteten Cercarie darstellt, die ich in *Syndesmya alba* im Schwarzen Meere fand. Somit, wiederhole ich, ist der Schwanz des *Bucephalus* dem Gabelschwanz der Cercarien anderer Distomiden homolog.

Das Kopforgan des erwachsenen *Bucephalus* verdient am wenigsten die Benennung eines Saugnapfes, der sich bei den Cercarien anderer Distomiden an der nämlichen Stelle befindet. ZIEGLER beschreibt dieses Organ bei *Bucephalus polymorphus* folgendermaßen: »Als ‚Mundnapf‘ wird von den Autoren ein birnförmiges, scharf begrenztes Organ bezeichnet, welches am Vorderende des Körpers unmittelbar unter der Hautschicht liegt und aus vielen Zellen vom Charakter der Parenchymzellen und einer Anzahl großer kernhaltiger Drüsenzellen besteht (Fig. 9, 25); die letzteren, welche mehr dorsal liegen, münden am vorderen Ende des Organs und lassen ihr körniges Secret austreten, wenn das Tier stark gedrückt wird. Das ganze Organ kann so nach hinten gezogen werden, daß die Haut an der Spitze des Körpers sich becherförmig einfaltet; diese Bezeichnung gilt aber nur für den Längsschnitt; die Spitze des Körpers wird dabei dreilippig und der Querschnitt der Einfaltung zeigt entsprechende einspringende Erhebungen (Fig. 7).« Ich kann das von ZIEGLER Gesagte nur bestätigen und noch hinzufügen, daß sich auf dem Scheitel des *Bucephalus haimeanus* eine Vertiefung befindet, die zum Kopforgan führt, die Haut hier aber eine größere Anzahl Falten bildet, so daß man ihrer auf dem Querschnitt vier bis fünf sieht (Fig. 7). Für den Saugnapf charakteristische Muskelfasern

<sup>1</sup> In meiner oben erwähnten Arbeit (23) sprach ich die Vermutung aus, daß diese Anhängsel bei den Redien die Überbleibsel eines gespaltenen Fußes sein dürften, auf welchem die Vorfahren der Trematoden, welche eine sessile Lebensweise führten, saßen.

gewahrt man hier nicht, wahrscheinlich sah auch ZIEGLER keine; zwar erwähnt er dessen nicht, doch erhellt das aus seinen Zeichnungen sowie aus folgenden Worten: »Bei diesem Bau kann das Organ noch nicht als Saugnapf funktionieren, aber es verwandelt sich in einen solchen während des eingekapselten Zustandes« (S. 548). Somit erweist es sich, daß schließlich am Vorderende des *Gasterostomum* sich dennoch ein Saugnapf mit einem komplizierten Netz von Muskelfasern bildet, dessen genaue Beschreibung ZIEGLER etwas weiter auf derselben und der folgenden Seite gibt.

In Anbetracht dieser Beobachtungen und auch des Umstandes, daß bei den Distomiden die Anordnung der Muskelfasern im Mundsaugnapf ein etwas andres Aussehen als beim *Gasterostomum* hat, ist man sehr geneigt, zu zweifeln, daß es homologe Organe sind, — sie sind es aber dennoch, und darf man dies auf Grund des Baues dieses Organs bei den Embryonen des *Bucephalus* behaupten. In den Stadien, welche den auf unsrer Fig. 6 mit den Buchstaben  $\gamma$ — $\delta$  bezeichneten Formen entsprechen, beobachtet man bei diesen Embryonen am Vorderende des Körpers die Anlage eines wirklichen Mundsaugnapfes. Ich habe mich davon an Längsschnitten und insbesondere an Querschnitten von Embryonen entsprechender Stadien sowohl des *Bucephalus polymorphus* als des *Bucephalus haimeanus* (Fig. 8, 9 und 10) überzeugt. Die Kerne der Zellen, die dieses Organ bilden, sind nach Radiussen, die zu einer breiten Vertiefung an der Ventralseite des Kopforgans führen, angeordnet, und zwischen denselben treten deutlich in denselben Richtungen hinziehende Muskelfasern hervor. Sogar die Form des Organs in diesem Entwicklungsstadium entspricht ganz derjenigen eines Saugnapfes, wie es die erwähnten Abbildungen deutlich zeigen. Untersucht man jedoch dasselbe Organ bei den Embryonen in einem späteren Entwicklungsstadium, welches etwa den Lettern  $\epsilon$  und  $\zeta$  entspricht, so gewahrt man, daß im cellulären Bau desselben tiefe Veränderungen eingetreten sind (Fig. 11): es sind Drüsenzellen erschienen, zwischen denen man hier und da Kerne von degenerierten Zellen des früheren Hauptgewebes gewahrt, welches sich am längsten an der Stelle des Saugnapfes erhält, wo sich die Vertiefung befand (Fig. 10 os), und die der Mundöffnung der Distomiden entspricht.

Somit entwickelt sich der vordere Saugnapf beim *Gasterostomum* zweimal: das erstemal bei den Embryonen des *Bucephalus*, und zwar ebenso, wie sich der Mundsaugnapf bei den andern Distomiden entwickelt; das zweitemal entwickelt er sich schon beim Übergang aus dem Cercarienstadium zum geschlechtsreifen aus Drüsen bestehenden

Kopfgorgan, folglich schon auf einem andern Wege. Der Mundsaugnapf des *Gasterostomum* kann also demselben Organ bei den Distomiden für homolog angesehen werden, doch ist dieses nicht nur in seiner endgültigen Gestalt, sondern die Gesamtheit der Erscheinungen von der ersten Anlage beim *Bucephalus* an in Betracht zu ziehen.

Es ist bemerkenswert, daß es gelingt, in denselben Stadien  $\gamma$ — $\delta$  auch Reste des primären Darmes, der offenbar mit dem Mundsaugnapf in Verbindung gestanden hatte, zu gewahren. Diese Reste sind gut an Längsschnitten zu sehen, und zwar besser bei *Bucephalus haimeanus* (Fig. 8 *int*), als bei *Bucephalus polymorphus* (Fig. 9 *int*). Sie erscheinen als Reihen von Spalten zwischen den Parenchymzellen, deren Anordnung mit der Richtung des hier vorausgesetzten, von dem Boden des Mundsaugnapfes zur Ventralseite der Kopfganglien (*N*) hinziehenden Darmes koinzidiert. Spuren dieses primären Darmes, der wahrscheinlich schon im Anfangsstadium degeneriert, sind sehr deutlich zu sehen, wenn man lebendige Embryonen im Immersionssystem, und zwar in der dorsal-ventralen Richtung, mit dem Deckglase etwas zusammengedrückt, betrachtet. Hier aber, unter solchen Bedingungen, daß die Spalten bald erscheinen, bald wieder verschwinden, den Zeichenapparat anzuwenden, halte ich für kaum ausführbar. Ich gehe nun zu der Frage über, die für mich von besonderem Interesse gewesen ist.

Über die Entwicklung des Darmes beim *Gasterostomum*. Die Anlage der Verdauungsorgane beim *Bucephalus* sieht ebenso aus wie diejenige des Kopfgorgans und unterscheidet sich durch nichts von den Anlagen des Mundsaugnapfes und des Bauchsaugnapfes bei den andern Distomiden. An der entsprechenden Stelle, d. h. in der Mitte der Ventralseite des Körpers, erscheint ein Häufchen Zellen (Fig. 12 *Ae*); bald, ungefähr im Stadium  $\beta$ — $\gamma$ , differenziert sich um dieses Häufchen herum eine dünne Membran, welche es von den übrigen Meristemzellen trennt, wie von SCHWARZE (21) bei den Cercarien der Distomiden beschrieben wurde. Im weiteren geschieht folgendes: die ganze Anlage streckt sich nach dem Rücken hin und biegt sich nach rückwärts um; schon etwas früher beobachtet man in der Anlage eine Differenzierung der Zellen: diejenigen, welche der Grenzmembran anliegen, haben noch ihren embryonalen Charakter beibehalten, die übrigen aber, im Centrum befindlichen, bilden ein lockeres Gewebe mit großen Vacuolen. Die Kerne dieser Zellen ordnen sich in Reihen und begrenzen auf diese Weise die sich hier bildende Höhle. Diese Zellen, welche nichts andres als das Epithel des Bauchsaugnapfes vorstellen, dringen in die Tiefe bis zum Boden der Anlage und legen hier den Grund zum Darmepithel. Die

das Lumen des Bauchsaugnapfes bzw. des Schlundes des *Bucephalus* ausfüllenden Zellen bleiben nicht lange darin und werden bald nach dem Austritt des reifen *Bucephalus* aus der mütterlichen Sporocyste ausgeworfen. Die an der Grenzmembran liegenden Zellen bilden auf gewöhnliche Weise, wie es von SCHWARZE für den Saugnapf der Distomiden beschrieben wurde, die muskulösen Wände des sog. Schlundes des *Bucephalus*. Fig. 12, 13a, b, c, 14, 15 und 16 illustrieren das über die hauptsächlichsten Richtungen in der Entwicklung dieses Körperteiles bei *Bucephalus polymorphus* und *Bucephalus haimeanus* Gesagte.

Dieser ganze Vorgang hat mit dem bei der Bildung der Verdauungswerkzeuge bei den Turbellarien stattfindenden, wie er von BRESSLAU (6) im Jahre 1899 und im Jahre 1904 (7) beschrieben wurde, nichts gemein. Schon der Umstand, daß bei den Turbellarien der Darm und der Schenkel aus verschiedenen Anlagen entstehen, läßt jeden Versuch, eine Homologie zwischen dem Darm der Turbellarien und demjenigen des *Gasterostomum* aufzustellen, als hoffnungslos erscheinen. Anders verhält sich die Sache, wenn wir uns den Distomiden zuwenden und die Entwicklung des Bauchsaugnapfes derselben betrachten: wir finden hier alle soeben für den *Bucephalus* beschriebenen analogen Prozesse. Die erste Anlage des Bauchsaugnapfes samt der Bildung einer Grenzmembran verläuft bei den Cercarien ganz ebenso wie beim *Bucephalus*, — sogar ein nicht vorurteilsfreier Beobachter würde hier keinen Unterschied herausfinden. Bei diesen und jenen hebt die Anlage den entsprechenden Teil der Ventraloberfläche höckerförmig hervor und bedingt dadurch die für alle Cercarien charakteristische Form des Embryo (Fig. 19, 29). SCHWARZE beschreibt nicht die weiteren Vorgänge in der Differenzierung der Gewebe in dem Bauchsaugnapf, auch die Autoren nicht, die nach ihm die postembryonale Entwicklung der Trematoden studiert haben [z. B. LOOSS (16)]; mir aber hat es wichtig geschienen, die Bedeutung der Zellen, die ich Epithelzellen genannt habe, und aus denen gerade der Darm des *Bucephalus* sich aufbaut, aufzuklären. Betrachten wir den Darm des *Gasterostomum* als ein Homologon des Bauchsaugnapfes der Distomiden oder als ein Derivat desselben, so dürfen wir erwarten, daß in der Anlage des Bauchsaugnapfes der Distomiden auch das Material, aus welchem der Darm des *Bucephalus* gebaut ist, vorhanden sein muß. In der Literatur habe ich keine Hinweise auf das Vorhandensein von Epithelzellen in dem Bauchsaugnapf der Embryonen der Distomiden gefunden; bei näherem Betrachten einiger von den Schnitten, die mir früher zur Untersuchung des Baues der Cercarien gedient hatten, fand ich bei jeder Art die beschriebenen Epithelzellen.

Ich führe hier nur ein Beispiel aus der Entwicklung von *Dist. folium*, in welchem dies sehr deutlich zutage tritt (Fig. 19, 20), an. In einem gewissen Stadium stellt die Anlage des Bauchsaugnapfes einen gewölbten Körper vor, dessen distaler Teil von dem übrigen etwas abgegrenzt ist; die in demselben enthaltenen Zellen bilden in der Folge das Epithel des Bauchsaugnapfes (Fig. 19). Im weiteren wird die Wölbung geringer infolgedessen, daß der distale Teil sich in die Anlage des Saugnapfes hineinzusenken beginnt und in ihm zugleich Vaeuolen erscheinen; die Kerne bedecken mehr oder weniger regelmäßig die Vertiefung, d. h. den Boden des künftigen Saugnapfes; sodann erscheint zwischen ihnen und dem übrigen Teil der Anlage eine dünne Membran der Cuticula, und zwischen den Zellen des eigentlichen Saugnapfes zeigen sich Muskelfasern. Im weiteren nehmen diese Auskleidungszellen an der Entwicklung des Saugnapfes keinen Anteil: eine Zeitlang verbleiben sie in der Höhle des Bauchsaugnapfes (Fig. 20, vgl. auch Fig. 13, 14, 15 und 16) und werden vor dem Encystieren hinausgeworfen. Ich nenne diese Zellen Epithelzellen und glaube darin recht zu haben, da sie ihrer Lage nach den Epithelzellen vollkommen entsprechen. Was deren ferneres Schicksal betrifft, so glaube ich, daß wir es hier mit einem Häutungsvorgang zu tun haben. Wahrscheinlich häutet sich die ganze Körperoberfläche des Cercarienembryo, da hier aber die Anzahl der Epithelzellen eine nur geringe ist und sie über eine weit größere Fläche als in dem Bauchsaugnapf verbreitet sind, so läßt sich dieser Prozeß hier schwer beobachten. Beim Embryo des *Gasterostomum* findet der Häutungsprozeß ebenfalls statt, doch werden nicht alle Epithelzellen abgeworfen, sondern nur die an der Mündung befindlichen, während die am Boden des Bauchsaugnapfes liegenden zurückgehalten werden und das Epithel des Darmes bilden [bei den Turbellarien wird das Darmepithel von den in der Nähe der Anlage des Pharynx befindlichen Parenchymzellen gebildet [BRESSLAU (6, 7)].

Vergleichen wir jetzt die Entwicklung des sog. Darmes beim *Gasterostomum* mit der Entwicklung des Mundsaugnapfes der Distomiden, so finden wir hier eine ebensolche Ähnlichkeit im Verlaufe der Entwicklungsvorgänge; ganz anders aber verhält sich die Sache, wenn wir zu diesem Vergleiche auch noch den Entwicklungsprozeß des Darmes der Distomiden heranziehen. Ich brauche hier keine eignen Beobachtungen anzuführen, da die Entwicklung dieses Organs infolge von SCHWARZES (21) und besonders LOOS' (16) Untersuchungen sehr gut bekannt ist. »Zuerst bildet sich die Mundhöhle, der sich bald von außen her die Muskelmasse des späteren Saugnapfes auflagert, und

nach ihr (von mir gesperrt), was schon SCHWARZE bemerkt hat, der unpaare Teil des Darmes (Taf. XX, Fig. 17), welcher dem gesamten Darms der Redie entspricht« (S. 163). »Zwar bleibt die Mundöffnung durch die Körperhaut bis auf weiteres noch geschlossen, doch hat sich die Anlage des Mundsaugnapfes deutlich durch eine zellige Grenzmembran gegen das übrige Gewebe abgesetzt, das Lumen des Oesophagus ist geöffnet, seine Wände sind aber noch vollkommen zellig und gegen den Körper durch eine zellige Grenzmembran abgegrenzt. Das hintere, blinde Ende hat sich in zwei seitliche Zellenstränge ausgezogen, in welche später auch das Lumen hinein vordringt« (164). Aus diesen Worten, die nach Loos zitiert sind, ersieht man, daß sich eine gewisse Analogie in dem Entwicklungsprozeß der Distomiden und Turbellarien, nicht aber der Gasterostomidae herausfinden läßt, da bei letzteren der gesamte Darm nur ein in die Tiefe gewachsener Bauchsaugnapf ist.

Die Ernährung der Distomiden kann auf zweifache Art vor sich gehen, entweder mittels Osmose durch die Cuticula der ganzen Körperoberfläche oder mittels des Darmes. Diese beiden Ernährungsweisen sind fast gleich stark bei den Distomiden verbreitet, und übt das Vorherrschen der einen oder der andern unausbleiblich einen Einfluß auf den Bau des Darmes aus; so wird dieser bald außerordentlich kompliziert, bildet Verästelungen, wie z. B. bei *Dist. hepaticum* und erinnert an den Darm der *Dendrocoela*, bald sinkt er zu einem dünnen Röhrechen mit zwei kleinen Anhängseln am Ende herab, wie wir es bei zahlreichen Vertretern des Genus *Brachycoela* Duj. sehen. In einigen Fällen kann die Degeneration des Darmes so weit gehen, daß man ihn nur bei einer genauen Untersuchung gewahrt. Hand in Hand mit der Degeneration des Darmes geht auch die Beschränkung seiner physiologischen Funktion als Verdauungsorgan, die bei der äußersten Form ganz abhanden kommen kann. Das Vorherrschen der einen Ernährungsweise vor der andern steht im Zusammenhang mit den Bedingungen, die der Parasit bei seinem Wirt antrifft: ist er von solchen Nährsäften umgeben, die durch seine Cuticula leicht diffundieren können, so wird die Ernährung durch den Darm beschränkt, und dieser degeneriert. Könnten alle Bedingungen, die in den verschiedenen Körperteilen irgend eines Wirbeltieres vorhanden sind, genau erforscht werden, so wäre es unzweifelhaft möglich, im voraus zu bestimmen, was für einen Darm die Distomiden besitzen, welche diesen oder jenen Teil des Körpers oder des Darmes ihres Wirtes bevölkern. So kann z. B. in bezug auf die Distomiden des Frosches mit Bestimmtheit gesagt werden, daß die im Duodenum

lebenden einen schwach entwickelten Darm haben, während die im Rectum wohnenden einen gut entwickelten Darm besitzen, da sie sich hauptsächlich von den Speiseresten ihres Wirtes nähren. Einen eben-  
solchen Darm haben auch die *Distom. cygnoides* aus der Harnblase und die *Dist. variegatum* aus den Lungen des Frosches, da die ersteren sich von den Epithelzellen der Innenfläche der Harnblase, die letzteren von dem Blute, welches sie aus den Lungencapillaren saugen, nähren.

Stellen wir die von uns erworbenen Tatsachen über die morphologische Bedeutung des sog. Darmes des *Gasterostomum* den soeben ausgeführten Betrachtungen gegenüber, so wird es uns nicht schwer, uns den Weg vorzustellen, den die Entwicklung der Gasterostomidae von ihrem distomiden Vorfahren angenommen hat. Dieser Vorfahr besaß den zweiseitenkeligen Darm der Distomiden und einen Bauchsaugnapf. Da er sich in einem an Nährstoffen reichen Medium befand, die durch seine Cuticula leicht diffundierten, so ging er zur osmotischen Ernährungsweise mittels der Körperfläche über, und der Darm, auf den die Gesetze der natürlichen Wahl nicht mehr einwirkten, degenerierte bis zum völligen Verschwinden. Die Funktion des Mundsaugnapfes ging verloren und an dessen Stelle entwickelte sich ein an Drüsen reiches Kopforgan. Diese Drüsen konnten zur Secretion solcher Flüssigkeiten dienen, welche die schädliche Wirkung der Verdauungssäfte des Wirtes auf den Körper des Parasiten neutralisierten, oder sie schieden ein solches Secret aus, welches auf die den Parasiten umgebenden Stoffe dergestalt einwirkte, daß diese zur Assimilation mittels Osmose tauglich wurden; somit erfüllten sie die Rolle von Verdauungsdrüsen, welche die äußere Verdauung beförderten. Die Funktion eines Anheftungsorgans behielt nur der Bauchsaugnapf, welcher deshalb einen hohen Grad von Entwicklung erreichte. Die Lebensbedingungen erlitten eine Veränderung, infolge welcher Ursachen, ist natürlich schwer zu sagen, sei es, daß diese Distomiden in andern Wirbeltieren zu parasitieren anfangen, oder auch nur in andern Körperteilen ihres Wirtes, oder daß dieser selbst sich veränderte; diese Frage hat für uns keine Bedeutung, wichtig ist nur das, daß die neuen Lebensbedingungen die Gasterostomiden in die Lage brachten, sich mittels des Darmes nähren zu müssen. Die Rückkehr zur früheren Ernährungsweise brauchte nicht durchaus den früheren Weg zu nehmen, sondern durfte vielmehr nur denjenigen genommen haben, auf welchem sie auf den geringsten Widerstand stieß. Der vordere Saugnapf und die Mundöffnung waren nicht mehr vorhanden, dafür befand sich aber an der Ventralseite eine weite Höhle des Bauchsaugnapfes, der tief in den

Körper reichte. Dieser Körperteil war am besten dazu eingerichtet, die Funktion eines Darmes zu übernehmen, um so mehr, als an dieser Stelle auch die Osmose<sup>1</sup> am leichtesten vor sich gehen mochte. Die neue Funktion des Bauchsaugnapfes führte die Einschränkung seiner anfänglichen Funktion als Anheftungsorgan herbei, wobei sich zugleich dessen Bau veränderte. Die Funktion eines Anheftungsorgans übernahm nun das Vorderende des Körpers, das ein saugnapffähnliches Aussehen gewann, wobei dieser Saugnapf sich aus dem Material aufbaute, welches im Kopfglied frei wurde, da dieses ebenfalls gezwungen war, seine Funktionen einzuschränken. Dieser Prozeß hat sich in der Entwicklungsgeschichte des Vorderendes des *Gasterostomum* erhalten, welches als muskulöses Anheftungsorgan seinen Anfang nimmt, sich dann in ein aus Drüsen bestehendes Kopfglied verwandelt und dann wieder, während das junge *Gasterostomum* seine Entwicklung in der Cyste beendet, in einen Saugnapf verwandelt.

Eine viel konkretere Bedeutung würden die obenangeführten Beobachtungen haben, wenn wir wenigstens einen Vertreter der Distomiden in Händen hätten, der einen irgend einer der Phasen der mutmaßlichen Entwicklungsgeschichte der Gasterostomidae entsprechenden Bau aufwies. Ich glaube, daß es einen solchen Vertreter gibt, und zwar:

*Cercaria ocellata* de la Vall.

Die von mir beschriebene Art gehört zu den Cercarienformen, die einen gespaltenen Schwanz besitzen. Am nächsten steht er der Art, welche unter diesem Namen von DE LA VALETTE ST. GEORGE im Jahre 1854 (29) beschrieben wurde. Über den Bau dieser Cercarie ist außer der diagnostischen Beschreibung dieses Autors fast gar nichts bekannt. ERCOLANI (11), der diese Cercarie untersucht hat, hat zu der Aufhellung ihres Baues noch weniger beigetragen, da er LA VALETTES Beschreibung nur das »Korrektum« beigefügt hat, daß er die Ausführungskanäle der Drüsen einen gabelförmigen Darm genannt hat. LA VALETTE fand diese Cercarie in *Limnaeus stagnalis*, ERCOLANI in *Planorbis corneus*.

*Cercaria ocellata* wurde von mir nur einmal, im Jahre 1902, in einem der in der Nähe von Warschau liegenden Seen in der Leber und den

<sup>1</sup> Es wäre interessant, die Funktion des Bauchsaugnapfes bei den Distomiden zu erforschen, bei welchen er die größte Entwicklung und Kraft erreicht, wie z. B. bei *Dist. cygnoides* aus der Harnblase des Frosches. Mittels dieses Saugnapfes saugt das *Distomum* sehr kräftig größere Teile der Blasenoberfläche ein und hinterläßt ziemlich deutliche blutige Narben, die, noch lange nachdem der Parasit seinen Wirt verlassen hat, zurückbleiben.

Genitalien von *Limn. stagnalis* gefunden. Die Sporocysten sind lang, dünn, fadenähnlich und haben die Neigung, Einschnürungen zu bilden. Noch an den lebenden Exemplaren stellte ich die Hauptmessungen an und fertigte einige Zeichnungen an; die übrigen konservierte ich samt einem Stück Leber des *Limnaeus* in einer Sublimat-Osmiumsäuremischung. Leider war die Konservierung keine ganz gelungene gewesen, so daß die Schnitte, die ich jetzt, nach 7 Jahren, gemacht habe, einige Defekte zeigen, die es mir nicht gestatten, eine genauere histologische Beschreibung dieser Cercarie zu geben. Der Körper ist cylinderförmig; der Kopfteil ist von dem Rumpfteil durch eine unbedeutende Vertiefung abgegrenzt; ein Mundsaugnapf ist nicht vorhanden, der Bauchsaugnapf ist an das Hinterende gerückt (Fig. 21, 22, 23, 24 und 25). Als charakteristische Eigentümlichkeit dieser Cercarie erscheinen scharf umschriebene Augen in Gestalt von zwei Anhäufungen dunkelroter Pigmentkörner an der Dorsalseite etwas nach vorn von der Mitte des Körpers gelegen: Die Hauptdimensionen der Cercarien sind: Länge des Körpers 0,33 mm, Breite des Kopfes 0,06 mm, Breite des Körpers in der Höhe des Bauchsaugnapfes 0,09 mm, Länge des Kopfes 0,07 mm, Diameter des Bauchsaugnapfes 0,022 mm, Diameter der Öffnung des Bauchsaugnapfes 0,007 mm, vom Vorderende des Körpers bis zu den Augen 0,14 mm, bis zum Bauchsaugnapf 0,2 mm, Länge des unpaaren Teiles des Schwanzes 0,42 mm, des paaren 0,23 mm. Auf der Oberfläche des Körpers liegen sensible Höcker mit Härchen in folgender Anordnung (Fig. 24 und 25): ein Paar Höcker an den Seiten der Mundöffnung, zwei Reihen Höcker längs der Ventralseite des Körpers, je fünf in jeder Reihe, ein Paar Höcker an der vorderen Oberfläche des Bauchsaugnapfes, ein Paar auf dem Kopfe von der dorsalen Seite und von derselben Seite noch zwei Paar über dem Bauchsaugnapf. Höhe der Höcker 0,001 mm, Länge der Härchen an der Mundhöhle 0,0018 mm, Länge der übrigen 0,0014 mm. Außer diesen Härchen befinden sich an den Enden der Gabelung des Schwanzes ganze Bürsten wahrscheinlich auch sensibler Härchen (Fig. 21). Die Cercarien schwimmen ungern und nicht energisch und kriechen gar nicht; sobald sie das Weichtier verlassen haben, heften sie sich mit dem Hinterende an das Gefäß und heben den Schwanz, indem sie ihn an den Bauchsaugnapf drücken (Fig. 21). In einer solchen Lage bleiben sie unbeweglich gegen 24 Stunden, fallen dann auf die Seite und sterben. Ein mit diesen Cercarien infizierter *Limnaeus* wurde in eine kleine Glasschale gesetzt, und nach 2 Stunden gewahrte man am Boden und an den Wänden derselben ganze unterirdische Wälder aus den senkrecht stehenden gabelförmigen Schwänzchen

der Cercarien. Versuche, mit diesen Cercarien verschiedene im Wasser lebende Evertebrata und Fische zu infizieren, ergaben keine positiven Resultate. In betreff des inneren Baues dieser sonderbaren Cercarie kann ich folgendes mitteilen.

Ein Mundsaugnapf ist, wie ich schon erwähnt, nicht vorhanden; anstatt seiner befindet sich im vorderen Kopfteil ein besonderes Organ, welches äußerlich an das Kopfgorgan des *Bucephalus* erinnert. Dasselbe hat eine birnförmige Gestalt, und dessen stumpfes und größeres Ende ist nach vorn gerichtet und von dem kleineren hinteren Ende scharf abgegrenzt. Die dicken Wände des Kopfgorgans, die von außen mit einer Grenzmembran umgeben sind, bestehen aus einem Gewebe, in welchem man radial von der Oberfläche zur Höhle dieses Organs ziehende Muskelfasern gewahrt. Die Wände des vorderen Teiles sind etwas dünner, an der Innenseite glatt und an Muskelfasern arm, diejenigen des hinteren Teiles sind dagegen dicker, bestehen ganz aus Muskelfasern, die sich an ihren unteren Enden leicht voneinander trennen, infolgedessen die Innenwand der Höhle an dieser Stelle an den Schnitten zackenförmig aussieht (Fig. 26 *ph, epo*). Die Höhle des Kopfgorgans ist mit einem Gewebe ausgefüllt, über dessen Natur ich mir keinen klaren Begriff habe bilden können, da in den Präparaten sich hier nur die Kerne der Zellen erhalten haben. Nach den Zeichnungen zu urteilen, die ich im Jahre 1902 von lebenden Tieren machte, dürften diese Kerne Drüsenzellen angehört haben, die die Höhle des Kopfgorgans fast ganz ausfüllten. Am Scheitel (Fig. 26 *T*), der in einer kleinen Vertiefung am Vorderende des Körpers liegt, werden die Wände plötzlich dünner und gehen sozusagen in die Cuticula über. Der kräftige Bauchsaugnapf ist in den Körper hineingesenkt (Fig. 23) und kann sich nach außen umstülpen. Er wird durch Muskelretractoren, die mit dem einen Ende an das Vorderende des Saugnapfes, mit dem andern an die ventralen und lateralen Wände des Körpers angeheftet sind (Fig. 24, 25), in Tätigkeit gesetzt. Sich unter der Wirkung der Kontraktion dieser Muskeln hineinziehend, zieht der Saugnapf auch einen Teil der Haut mit sich, der dann um ihn herum eine ringförmige Falte bildet mit einer engeren äußeren Öffnung (Fig. 23). Die Saugnapfwände bestehen aus kräftigen Muskelfasern; die Öffnung führt in eine enge Höhle, welche im Gegensatz zu den Cercarien der andern Distomiden hier nicht geschlossen ist, sondern, die Grenzen des Saugnapfes überschreitend, in die Tiefe des Körpers geht und hier eine dem Darm des *Bucephalus* ähnliche Höhle bildet. Leider ist es mir nicht gelungen, die Grenzen dieser Höhle wiederherzustellen, außer einem kleinen Teil derselben hinter dem Saugnapf (Fig. 23 *v*). Das

Vorhandensein dieser Höhle sowie die starke Entwicklung der Muskel-retractoren läßt vermuten, daß der Saugnapf nicht nur als Anheftungsorgan, sondern vielleicht auch zur Ernährung dient.

Den Darmkanal kann man nur mit Mühe herausfinden. Die Mundöffnung befindet sich (Fig. 22, 23, 24, 25, 26 *os*) an der Ventralseite des Kopftheiles; sie ist sehr eng und führt in einen Kanal, dessen dicke cuticulare Wände eine kaum wahrnehmbare Höhle bilden. Dieser Kanal geht fast geradlinig zu der Hinterwand des Kopforgans (Fig. 26, 27, 28 *int*), durchbricht sie hier und geht weiter, indem er denselben Bau bewahrt, unter die Kopfganglien und bildet hier eine jähe Krümmung. Etwas weiter, hinter den Augen, läuft dieser Kanal in zwei kurze, dickere, kräftige Auswüchse — Darmschenkel — aus.

Der größere Teil des Körpers ist von großen Drüsenzellen eingenommen (Fig. 22, 23). Drei Paare, die symmetrisch am Hinterende des Körpers liegen, haben einen helleren, grobkörnigeren Inhalt als die drei vorn befindlichen. Von jeder Zelle geht ein eigener Ausführungskanal ab, der in der Scheitelvertiefung ausmündet. Leider hat sich der Inhalt der drei Vorderpaare am Präparat nicht erhalten (wahrscheinlich hatte er sich im Alkohol oder im Xylol aufgelöst), und habe ich die Richtung der Kanäle nur in den drei hinteren Drüsenpaaren, die ihr Secret bewahrt hatten, verfolgen können. Alle drei Kanäle der einen Seite vereinigen sich hinter dem Bauchsaugnapf in einer gemeinschaftlichen Hülle, umbiegen letzteren bogenförmig und senken sich gegen die Ventralseite (Fig. 22, 23). Darauf ziehen sie unter den Kopfganglien hin (Fig. 22, *gldcd* und *gldcs*), steigen steil zum Hinterteil des Kopforgans hinauf, biegen sich um dasselbe von den Seiten herum (Fig. 27, *gldc*); an der Grenze mit dem Vorderteil durchbohren sie dessen Wände und dringen ins Innere des Kopforgans, wo sie zwei Schlingen, die eine mit einer kleineren, die andre mit einer größeren Krümmung, bilden, die der Mundöffnung zugewandt sind; darauf biegen sie sich nach oben und münden in die Scheitelvertiefung mit drei getrennten Öffnungen aus (Fig. 23, 26 *gldc*). Dieselbe Richtung verfolgen wahrscheinlich auch die Kanäle der drei vorderen Zellen, deren Kanäle es mir zuweilen gelang, in der Nähe der Kanäle der ersteren (Fig. 26 *gld*) zu entdecken. Über die Bestimmung dieser Drüsen kann man nur eine mutmaßliche Meinung aussprechen; bei den Cercarien anderer Distomidenarten nehmen dieselbe Stellung die cystogenen und die sog. Stilettdrüsen ein. Die ersteren scheiden das Secret aus, welches zum Aufbau der Cyste dient, während die letzteren eine Flüssigkeit secernieren, welche die Gewebe des Hilfswirtes auflöst, in den die Cercarie

eindringt, um sich dort einzukapseln. Diese beiden Drüsenarten sind bei den Cercarien sehr beständige Gebilde, auch wenn das Stilet selbst nicht vorhanden ist. Da der Inhalt der Vorderpaare der Drüsen sich in den angewandten Reagenzien aufgelöst hatte, das Material, aus welchem die Cysten gebaut sind, unter denselben Bedingungen sich aber nicht auflöst, so dürfen wir auf Grund dieser Analogie annehmen, daß nur die drei Hinterpaare mit dem unaufgelösten Inhalt cystogene Drüsen, die Vorderpaare hingegen Stilettdrüsen waren.

Die Genitalien sind sehr schwach entwickelt und erscheinen an der Ventralseite, unmittelbar hinter dem Bauchsaugnapf als ein ovales Häufchen Zellen. Die Zellkerne der Anlage sind verhältnismäßig klein und reich an Chromatin, weshalb sie an den Schnitten leicht wahrzunehmen sind. Vom Nervensystem ist es mir gelungen nur die epipharyngealen Ganglien zu sehen, die nach vorn und hinten je ein paar Äste aussenden (*N*); sie befinden sich fast in gleicher Entfernung von der Ventral- und Dorsalfläche, liegen über dem Darm und den Drüsen und haben an den Hinterenden Augen (Fig. 28 *N*). In bezug auf das Excretionssystem beobachtete ich bei lebenden Exemplaren eine kleine birnförmige Harnblase und sieben Paar symmetrisch am Körper zerstreut liegende Flimmertrichter (24, 25).

Das Hauptunterscheidungsmerkmal der *Cerc. ocellata* ist, wie aus dieser kurzen Beschreibung folgt, der Bauchsaugnapf und der Vorderteil des Darmes mit dem Kopforgan. Der Bauchsaugnapf der *Cerc. ocellata* ist ohne Zweifel dem Organ desselben Namens bei den Distomiden homolog, besitzt aber zugleich alle die Eigentümlichkeiten des Baues, die dem sog. Darm des *Gasterostomum* eigen sind. Wenn wir Fig. 23 mit Fig. 17 und 18, welche den *Bucephalus* ungefähr im Stadium  $\zeta$  vorstellt, und dann noch mit der von ZIEGLER (Taf. XXXIII, Fig. 21) gegebenen, die den Längsschnitt durch den Vorderteil der Verdauungswerkzeuge eines erwachsenen *Gasterostomum fimbriatum* zeigt, vergleichen, so wird es uns leicht, die morphologische Bedeutung der verschiedenen Teile des Darmes der Gasterostomidae zu bestimmen. Offenbar ist der Oesophagus des *Gasterostomum* die von dem hineingesenkten Bauchsaugnapf von der Oberfläche hineingezogene Cuticula, der Schlund — der Saugnapf und der Darm — der in die Tiefe gewachsene Boden des Bauchsaugnapfes. Stellt man sich vor, daß der Saugnapf bei *Cerc. ocellata* noch tiefer hineingesunken ist und die Falten der Cuticula sich geplattet haben, so sehen wir diese Organe in ihrem gegenseitigen Verhältnis, wie sie von ZIEGLER beim *Gasterostomum* dargestellt sind. Dieses Organ bildet bei *Cerc. ocellata* eine Übergangs-

stufe zwischen dem typischen Bauchsaugnapf der Distomiden und dem sog. Darm der Gasterostomidae und zeigt uns den Weg, den die Bildung dieses Organs bei den Gasterostomidae genommen hat.

Was den Darm und das Kopforgan der *Cerc. ocellata* anbetrifft, so dürften wir hier bei der Aufklärung ihrer morphologischen Bedeutung kaum auf Schwierigkeiten stoßen. Hätte sich der Darm nicht erhalten, so würde es schwer halten, die morphologische Bedeutung der größeren vorderen und kleineren hinteren Teiles des Kopforgans zu begreifen: von der Tatsache ausgehend, daß der hintere Teil in bezug auf den Darm dieselbe Stellung wie der Pharynx bei den Distomiden einnimmt, selbst von dem histologischen Bau seiner Wände abgesehen, muß man den Schluß ziehen, daß dieser kleinere hintere Teil einen etwas modifizierten Pharynx vorstellt. Dieser Schluß findet seine Bestätigung noch in der Anordnung der Ausführungskanäle der Drüsen: dieselben berühren, wie auch bei den übrigen Distomiden, den Schlund nicht (Fig. 27 *gldc*) und dringen in das Kopforgan an der Grenze dieser beiden Teile ein. Somit entspricht das ganze Kopforgan der *Cerc. ocellata* morphologisch dem Vorderteil des Körpers der Distomiden samt Saugnapf und Schlund; der vordere Teil des Darmes von der Mundöffnung an bis zur Grenze zwischen dem vorderen und hinteren Teil des Kopforgans entspricht der Mundhöhle, die Strecke des Darmes bis zum Austritt aus dem Kopforgan — dem Pharynx und weiter — dem Oesophagus. Wie in bezug auf den Bauchsaugnapf beobachten wir hier bei *Cerc. ocellata* das Stadium der phyletischen Entwicklung, auf welchem sich vorzeiten auch die Vorfahren der Gasterostomidae befunden hatten, ehe sie das uns bekannte Kopforgan erhielten.

Es hält schwer, zu sagen, ob bei den Gasterostomidae auch der Pharynx des hier früher gewesenen Darmes einen Bestandteil des Kopforgans bildet; doch läßt die Tatsache, daß ZIEGLER und WAGENER (Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 5, 6) Drüsenzellen, die an den Seiten des Saugnapfes beim *Gasterostomum* liegen und mit ihren Ausführungskanälen in diesen münden, beobachteten, die Vermutung aussprechen, daß bei der Bildung des Kopforgans beim *Bucephalus* sich dieselben Vorgänge abspielten, die die Bildung eines doppelten Kopforgans bei *Cerc. ocellata* herbeigeführt haben. Übrigens ist eine so skrupulöse Homologisierung nicht notwendig: wichtig ist für uns nur die Bestätigung der Richtigkeit unsrer Voraussetzung über die morphologische Bedeutung dieser Organe beim *Gasterostomum* durch das Vorhandensein solcher Formen wie *Cerc. ocellata*, bei welchen diese Bedeutung ganz klar zutage liegt.

Wir wissen nicht, zu welcher geschlechtsreifen Form *Cerc. ocellata*

gehört, und in welcher Richtung sich ihre Organisation während der Einkapselung verändert. Man kann voraussetzen, daß der Darm bis zum völligen Verschwinden degeneriert und wir dann in der *Cerc. ocellata* die Larve irgend einer *Gasterostomum*-Art vor uns haben, d. h. eine neue Art *Bucephalus*; es kann aber auch das Gegenteil vorausgesetzt werden, und wir haben dann die Cercarie irgend eines *Distomum*.

Auf Grund einiger Betrachtungen, die ich baldigst, bei Gelegenheit einer andern Erscheinung im Leben der digenetischen Trematoden, darzulegen hoffe, glaube ich, daß *Cerc. ocellata* sich zu keiner geschlechtsreifen Form entwickelt, und daß der Erhaltung der Existenz dieser Trematodenart andre Cercarienformen dienen.

#### Resümee:

1) Das Kopfglied des *Bucephalus* ist, wie seine Entwicklung zeigt, der modifizierte vordere Saugnapf, welcher beim *Gasterostomum* schon zum zweiten Male den Charakter eines Saugnapfes bekommt. Wie ein Vergleich mit *Cerc. ocellata* zeigt, entspricht das Kopfglied des *Bucephalus* morphologisch dem Mundsaugnapf, dem vorderen Ende des Darmes und vielleicht auch dem Schlund der Distomiden. Die übrigen Teile des Darmes können beim Embryo des *Bucephalus* als eine Reihe zwischen den Parenchymzellen befindlicher Spalten, die später verschwinden, gesehen werden.

2) Der Darmkanal des *Bucephalus* und des *Gasterostomum* stellt, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, mitsamt dem Schlund, dem Oesophagus und dem eigentlichen Darm die modifizierten Teile des Bauchsaugnapfes der Distomiden vor. Beim *Gasterostomum* sind diese Organe anders als bei den Turbellarien angelegt, und ist eine Homologie zwischen denselben herauszufinden nicht möglich. Der primäre Darm, der dem Darm der Distomiden entsprechen würde, ist bei dem *Gasterostomum* degeneriert.

3) *Bucephalus* stellt eine etwas modifizierte Cercarie der Distomiden vor, wobei die Anordnung der Organe, besonders der Kopfglied desselben, dem Plan des Baues der Distomiden vollkommen entspricht.

4) *Cercaria ocellata* entspricht ihrem Bau nach einer der intermediären Phasen der phyletischen Entwicklung der Gasterostomidae.

5) Die systematische Bedeutung der im Genus *Gasterostomum* vereinigten Trematodengruppe darf keine größere als die den andern Distomidengruppen angewiesene sein: die Gasterostomidae dürfen den übrigen Distomiden nicht als gleichwertige Gruppe gegenübergestellt werden.

6) Der Hinweis auf die Gasterostomidae als auf die einzige Gruppe von Trematoden, in denen sich die primäre Lage der Mundöffnung und ein einfacher Darm wie bei ihren Vorfahren, den Turbellarien, erhalten haben soll, darf von nun an nicht mehr in Anwendung kommen.

Moskau, im Juli 1909.

### Literaturverzeichnis.

1. J. BADCOCK. Some remarks on *Bucephalus polymorphus*. Monthly micr. Journal. April 1875.
2. K. E. v. BAER. Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino Carolinae Naturae curiosorum. T. XXIII, Pars II, Bonn 1897. S. 570—589, Taf. XXX, Fig. 1—27.
3. J. BIEHRINGER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VII. 1884.
4. G. BRANDES. Die Gattung *Gastrophylax*. Abh. d. naturf. Gesellsch. Halle. Bd. XXI. 1898.
5. M. BRAUN. Trematodes in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vermes. Bd. IV. 1879—1893.
6. E. BRESSLAU, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. (Vorläuf. Mitteil.) Zool. Anzeiger. Bd. XXII. 1899.
7. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVI. 1904.
8. R. E. CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig 1863. S. 10—12, Taf. IV, Fig. 8—9.
9. T. SP. COBBOLD, Synopsis of the Distomidae. Journ. of the proceed. Linn. soc. London. Zool. Vol. V. 1861.
10. J. McCRADY. Observations on the food and the reproductive Organs of *Ostrea virginiana* with some account of *Bucephalus cuculus* nov. spec. Proceed. of the Boston soc. of Natur. history. Vol. XVI. 1873—74, S. 176—181, Fig. 2.
11. G. B. ERCOLANI, Dell' adattamento della specie all' ambiente. Nuove ricerche sulla storia genetica dei Trematodi. Memorie della Accad. delle scienze dell' Istit. di Bologna. Ser. IV, T. II. 1880.
12. A. GIARD, Sur l'encystement du *Bucephalus haimeanus*. Comptes rend. de l'Acad. T. LXXIX. 2 série. Paris. 1874.
13. HASWELL, On two remarkable sporocysts occurring in *Mytilus latus*. Proc. Linn. soc. New South Wales. Vol. XXVII.
14. LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur le Bucéphale Haïme (*Bucephalus haimeanus*), helminthe parasite des Huitres et des Bucardes. Ann. des scienc. Natur. 4 série. Zool. T. I, 1854. S. 294—302, Pl. 6, Fig. 1—10.

15. G. M. R. LEVINSEN, Bidrag til kundskab om Gronlands Trematodfauna. Oversigt over d. K. danske vidensk. selsk. Forhandl. Nr. 1. Kjobenhavn. 1881, S. 49—84. T. 2.
  16. A. LOOSS, Über Amphistomum subclavatum Rud. und seine Entwicklung. Festschrift zum 70jähr. Geburtstage RUD. LEUCKARTS. 1892.
  17. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retz. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Syst. Bd. XII. 1899.
  18. F. S. MONTICELLI, Cotylogaster Michaelis n. g. sp. etc. Festschrift z. 70. Geburtstage R. LEUCKARTS. 1892.
  19. H. A. PAGENSTECHER, Untersuchungen über niedere Tiere aus Cette. Diese Zeitschr. Bd. XII. 1863.
  20. P. PELSENER, Trématodes parasites des Mollusques marins. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. XII. 1906.
  21. W. SCHWARZE, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Inaug.-Dissert. 1885.
  22. C. Th. v. SIEBOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin. 1848.
  23. D. Th. SSINITZIN, Materialien zur Naturgeschichte der Trematoden. Die Distomen der Fische und Frösche aus der Umgebung von Warschau. 1905. (Russisch.)
  24. — Studien über die Phylogenie der Trematoden. 1) Können sich die digenet. Trematoden auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen? Biol. Centralbl. Bd. XXIX, Nr. 21. 1909.
  25. CH. STEWART, Notes on Bucephalus polymorphus. Monthly micr. Journal. Juli 1876.
  26. M. J. STOSSICH, Seine Arbeiten über Distomen der Fische, Amphibien, Vögel und Säuger 1886—1892. Siehe Literaturverzeichnis von M. BRAUN, Trematodes. 709, 744 und Anmerk. S. 885.
  27. TENNENT, A study of the life history of Bucephalus haimeanus. Quart. Journ. Micr. sc. Vol. XLIX. 1906.
  28. J. ULIÉNY, Helminthologische Beiträge. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 44, Bd. I. 1878. S. 214—217, Taf. VI, Fig. 6.
  29. ST. GEORGE DE LA VALETTE, Symbolae ad Trematodum evolutionis historiam. 1854.
  30. VAULLEGEARD, Notices helminthologiques. Bull. soc. Linn. Normandie. Sér. 4. Vol. X.
  31. G. WAGENER, Helminthologische Bemerkungen aus einem Sendschreiben an C. Th. v. SIEBOLD. Diese Zeitschr. Bd. IX. 1858.
  32. H. E. ZIEGLER, Bucephalus u. Gasterostomum. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel IX und X.

Fig. 6, 17 und 18 wurden mit Hilfe des Zeichenapparates nach OBERHÄUSER ausgeführt, Fig. 21, 22, 23, 24 und 25 ohne Zeichenapparat; alle übrigen wurden mittels des Zeichenapparates nach ABBE verfertigt.

Fig. 1. Querschnitt durch eine alte Sporocyste von *Bucephalus polymorphus*. 850  $\times$ .

Fig. 2. Querschnitt durch eine junge Sporocyste derselben Art. 850  $\times$ .

Fig. 3. Querschnitt durch eine junge Sporocyste von *Bucephalus haimeanus*. 850  $\times$ .

Fig. 4. Querschnitt durch eine alte Sporocyste derselben Art. 850  $\times$ .

Fig. 5. Muskelfasern der Körperwand einer Sporocyste von *Bucephalus haimeanus*. 1220  $\times$ .

Fig. 6  $\alpha$ — $\zeta$ . Sechs aufeinander folgende Entwicklungsstadien von *Bucephalus haimeanus*. Vom Stadium  $\gamma$  an beginnend, werden die Anlagen des Darmes und des Kopforgans bemerkbar. Das Stadium  $\zeta$  stellt einen fast reifen *Bucephalus* vor. *cpo.* Kopfgorgan; *Dm.* Darm; *Ac.* Pharynx bzw. Bauchsaugnapf, *go.* Anlagen der Genitadrüsen; *ex.* Harnblase. 155  $\times$ .

Fig. 7. Querschnitt durch das Kopforgan eines *Bucephalus haimeanus*. Der Schnitt ist durch die Vertiefung am Scheitel geführt, in welcher die Cuticula fünf Falten bildet. 1220  $\times$ .

Fig. 8. Längsschnitt durch das Vorderende eines Embryo von *Bucephalus haimeanus*. Das Alter des Embryo entspricht dem Stadium  $\gamma$ — $\delta$  in Fig. 6. *Ac.* Vertiefung des primären Mundsaugnapfes; *Gm.* Grenzmembran; *int.* Spalten zwischen den Parenchymzellen, welche der Richtung des primären Darmes vom Boden des Mundsaugnapfes bis unter die Kopfganglien *N* entsprechen. 1220  $\times$ .

Fig. 9. Ein eben solcher Schnitt, der demselben Stadium der Entwicklung von *Bucephalus polymorphus* entspricht. Der Embryo selbst und die Zellen sind größer als bei *Bucephalus haimeanus*. *Gl.* Drüsenzellen des hier in Bildung begriffenen drüsigen Kopforgans. Die übrigen Buchstaben bedeuten dasselbe wie in Fig. 5. 1220  $\times$ .

Fig. 10. Querschnitt durch das Kopforgan eines *Bucephalus haimeanus*, der demselben Entwicklungsstadium wie auf Fig. 8 entspricht, d. h.  $\gamma$ — $\delta$ . Hier ist der muskulöse Charakter dieses Organs besonders deutlich zu sehen. Die Bedeutung der Buchstaben ist dieselbe wie auf Fig. 8. 1220  $\times$ .

Fig. 11. Querschnitt durch das Kopforgan eines *Bucephalus haimeanus* in einem späteren Entwicklungsstadium,  $\varepsilon$ — $\zeta$  der Fig. 6 entsprechend. Das Organ hat seinen muskulösen Charakter schon verloren; der faserige Bau ist nur an einer Stelle zu bemerken, die dem Boden des Mundsaugnapfes *Os* entspricht. Anstatt der Muskeln sind hier Drüsenzellen *Gl* und Kerne degenerierter Zellen zu sehen. 1220  $\times$ .

Fig. 12. Querschnitt durch einen Embryo von *Bucephalus polymorphus* in einem frühen,  $\beta$  entsprechenden Stadium. *ep.* Kerne des Epithels; *Ac.* Anlage des Bauchsaugnapfes bzw. des sog. Darmes. 1220  $\times$ .

Fig. 13 a, b, c. Drei aufeinander folgende Längsschnitte durch den Bauchsaugnapf eines Embryo von *Bucephalus polymorphus* im Stadium  $\gamma$ — $\delta$ . Die Anlage des Saugnapfes stellt ein Ganzes vor und ist von den sie umgebenden Kernen der Meristemzellen *nmz* durch eine Grenzmembran *Gm* getrennt. Die an der Grenzmembran liegenden Kerne an dem distalen Teil der Anlage legen den Grund zu einem muskulösen Sehlund *np*; *epi*, Epithelzellen des zukünftigen Darmes; *epac*, Epithel des Bauchsaugnapfes, welches in der Folge abgeworfen wird; *Coe*, Höhle des zukünftigen Darmes und Pharynx. 850  $\times$ .

Fig. 14. Querschnitt durch den Bauchsaugnapf eines *Bucephalus polymorphus* in demselben Entwicklungsstadium wie auf Fig. 13. Die Bedeutung der Buchstaben ist dieselbe. 850  $\times$ .

Fig. 15. Querschnitt durch den Bauchsaugnapf eines *Bucephalus haimeanus* im Stadium  $\gamma$ — $\delta$ . Dieselbe Bedeutung der Buchstaben wie auf Fig. 13. 1220  $\times$ .

Fig. 16. Querschnitt durch einen *Bucephalus polymorphus* in der Höhe des Bauchsaugnapfes. *epac*, Epithel des Bauchsaugnapfes (Pharynx); *mac*, Wände des Saugnapfes (Pharynx) mit Muskelfasern; *epi*, Epithel des sog. Darmes. 850  $\times$ .

Fig. 17. *Bucephalus haimeanus*. Seitenansicht in dem Stadium  $\zeta$ . *Dm*, Darm; *Ac*, Bauchsaugnapf, der hier die Ventralseite überragt und die Körperdecken wie bei den andern Distomiden hebt; die dicken muskulösen Wände des Saugnapfes begrenzen unmittelbar die äußere Mündung, was deutlicher auf Fig. 18 zu sehen ist. *cd*, Vorderteil des Schwanzes. 155  $\times$ .

Fig. 18. Optischer Längsschnitt durch einen *Bucephalus haimeanus* in der Höhe des Bauchsaugnapfes. Dasselbe Stadium wie auf Fig. 17. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung. 860  $\times$ .

Fig. 19. Querschnitt durch den Embryo einer Cercarie von *Dist. folium* auf der Höhe des Bauchsaugnapfes. *go*, Anlage der Genitalien; *Gm*, Grenzmembran; *epac*, Zellen, die den Grund zum Epithel des Bauchsaugnapfes legen, *np*, Kerne der Zellen, zwischen denen sich die Muskelfasern des Saugnapfes bilden. 1220  $\times$ .

Fig. 20. Längsschnitt durch eine Cercarie von *Dist. folium* im Stadium, welches der Einkapselung vorangeht. *epac*, die Epithelzellen des Saugnapfes sind von diesem schon durch die Cuticula *cu* getrennt und bereit abzufallen. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben ist dieselbe wie in Fig. 19. 1220  $\times$ .

Fig. 21. *Cercaria ocellata* im Ruhezustande. 100  $\times$ .

Fig. 22. *Cercaria ocellata*, von der Ventralseite gesehen, etwas plattgedrückt. *ogl*, Ausmündungen cystogener Drüsen am Scheitel; *gldc*, Ausführungskanäle der cystogenen Drüsen; *ngl*, Kerne der Drüsenzellen, welche die Höhle des Kopforgans ausfüllen; *epo*, Vorderteil des Kopforgans, welcher dem Mundsaugnapf entspricht; *ph*, der dem Pharynx entsprechende desselben Organs; *Os*, Mundöffnung; *int'*, *int''*, Darm; *Dsch*, Darmschenkel; *oc*, Augen, *N*, Kopfganglien (epipharyngeale Ganglien) mit vorderen und hinteren Ästen; *x*, Grenze zwischen dem Vorder- und Hinterteil des Kopforgans, wo in dasselbe die Ausführungskanäle der cystogenen Drüsen dringen; *gla*, drei Paare der vorderen Stilettdrüsen; *glp*, drei Paare der hinteren cystogenen Drüsen; *Ac*, Bauchsaugnapf. Die Zeichnung ist kombiniert. 300  $\times$ .

Fig. 23. *Cercaria ocellata*, von der Seite. *Dm*, Höhle im Körper der Cercarie, welche als Fortsetzung der Mundsaugnapfhöhle erscheint; *go*, Anlage der Ge-

schlechtsdrüse. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben ist dieselbe wie in Fig. 22. Die Zeichnung ist kombiniert. 300 ×.

Fig. 24 und 25. *Cercaria ocellata*. Schematische Zeichnungen, die die Lage der Hauptorgane und der sensiblen Höcker veranschaulichen. Auf Fig. 24 ist die Cercarie von der Ventralseite dargestellt; die sensiblen Höcker sind hier durch Tupfen, an der Dorsalseite durch Kreise angezeigt, die Flimmertrichter durch Dreiecke. *Mrt*, Muskelretractoren des Bauchsaugnapfes. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben wie auf Fig. 22. 300 ×.

Fig. 26. Längsschnitt durch das Vorderende von *Cercaria ocellata*. *T*, Scheitel; *gldc*, Ausführungskanäle der cystogenen Drüsen; *gld*, Ausführungskanäle einer Stilettdrüse. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben wie auf Fig. 22. 1220 ×.

Fig. 27. Querschnitt durch eine *Cercaria ocellata* in der Höhe des Pharynx. Die Bedeutung der Buchstaben wie auf Fig. 22. 465 ×.

Fig. 28. Querschnitt durch eine *Cercaria ocellata* auf der Höhe der epipharyngealen Ganglien. *gldcs* und *gldcd*, die Ausführungskanäle der cystogenen Drüsen der rechten und linken Seite. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben wie auf Fig. 22. 1220 ×.

Fig. 29. Embryonen gabelschwänziger Cercarien aus *Syndesmia alba*. *pg*, Hinterende des Körpers; paare Anlage des Schwanzes; *ee*, Seitengefäße des Excretionssystems, die sich in den Verästelungen des Schwanzes fortsetzen und schließlich bei \* in einem gemeinsamen Gefäß, welches im Centrum des Schwanzes liegt, zusammenfließen. *Ac*, gewölbte Anlage des Bauchsaugnapfes; *co*, Höhle in der Anlage des noch geschlossenen Mundsaugnapfes; *cph*, Höhle im Pharynx; *Cin*, Höhle in der Anlage des unpaaren Darmes. 465 ×.



# Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen.

Von

**E. Becker,**

Assistent am Zoologischen Museum der Universität Moskwa.

Mit Tafel XI und XII.

«Wenn wir über die Sinneorgane der niederen Tiere Rechenschaft geben wollen, so müssen wir sie durchaus im Zusammenhang mit denen der höheren Tiere betrachten.»

A. PAASCH. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 39. 1873. S. 249.

«Es hat niemand behauptet, daß die Acridier und die Lœcstinen wirklich homologe Gehörwerkzeuge besäßen; gleichwohl hat keiner der Untersucher es unterlassen, diese Organe bis in die histologischen Spezialitäten hinein zu vergleichen, und zwar aus dem Gesichtspunkte, daß der physiologische Effekt auf denselben morphologischen und mechanischen Voraussetzungen beruhe hier wie dort.»

O. SCHUBERT. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, H. 2. 1875. S. 196.

## Historisches.

Im vorliegenden Aufsätze teile ich die Hauptresultate meiner Forschungen, die den äußeren und inneren Bau des Postantennalorgans der Collembolen behandeln, mit. Im Aufbau des Systems der Collembolen spielt das genannte Organ, d. h. seine Außengebilde, eine bedeutende Rolle; dessen ungeachtet gibt es keine ausführliche Abhandlung über den äußeren, geschweige den inneren Bau des Organs. Die erste Notiz von den äußeren Gebilden des Postantennalorgans findet man bei NICOLET<sup>1</sup>, der das Organ den Seitenaugen anderer Collembolen homolog hält. NICOLET beschreibt das Organ bei *Anurophorus fimetarius* Nic. = *Oncybiurus ambulans* (LINNÉ)<sup>2</sup> folgendermaßen<sup>3</sup>: »Yeux blancs, au nombre de vingt-huit, dont quatorze placés

<sup>1</sup> Siehe Literaturverzeichnis. Nr. XXII. S. 53. Taf. II, Fig. 19.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XX. S. 1021. <sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXII. S. 53.

sur deux rangs et sur une ligne courbe et transversale occupent les deux côtés de la tête en arrière des antennes.« Da nun NICOLET das Postantennalorgan gerade bei einer blinden Art entdeckte, ist sein Irrtum, das Organ für Seitenaugen angenommen zu haben, leicht zu verstehen; für Seitenaugen halten das Organ auch die der Zeit nach zu NICOLET nächsten Autoren, nämlich SCHIOEDTE<sup>1</sup> und KOLENATI<sup>2</sup>. Bei einer sehenden Art fand das Organ LABOULBÈNE<sup>3</sup>; es war nämlich die Art *Anurida maritima* (Guérin); wegen der Lage des Organs vor den Augen nannte er es »organe prostemmatique ou anté-oculaire«. LABOULBÈNES Beschreibung ist die folgende: »En avant des yeux un organe anté-oculaire ou prostemmatique, composé chez l'adulte de sept espaces ovoïdes, arrondis, très noirs, entourés chacun d'une fine ligne claire, et laissant à leur centre commun une partie claire; à leur sommet interne, après avoir enlevé la teinte pigmentaire noire, on remarque un petit cercle clair et arrondi (fig. 7 et 8).« »Cet organe est formé par des espaces colorés tels que les représente la figur 7; leur couleur est très noire. Le nombre des cercles rapprochés varie de 7 à 8, le plus ordinairement il y en a 7, mais je dois noter que j'en ai trouvé parfois 8 d'un côté et 7 de l'autre. Sur les jeunes individus la disposition est très curieuse, la figure 9 en donne une idée: il existe alors 22 à 24 espaces comprimés et serrés les uns contre les autres avec un espace central libre; le tout rappelle la forme du fruit chez les plantes malvacées indigènes entre autres les Malva et les Althaea. Quelque soin que j'aie mis à chercher si du point central il naissait un poil allongé ou toute autre production dermique, je dois dire que je n'en ai point trouvé.« Für die sehenden Arten ist die von LABOULBÈNE dem Organe gegebene Benennung »organe antéoculaire« für vollkommen passend anzuerkennen, da bei Collembolen die äußeren Nebenbildungen und auch die Sinneszellen, teilweise wenigstens, stets vor den Seitenaugen gelegen sind; für die blinden Arten wäre die von LABOULBÈNE gegebene Bezeichnung »organe antéoculaire« jedenfalls nur bedingungsweise anzuwenden, insofern nämlich das Organ seine Lage vor der Seitenaugenegend behauptet. Da nun die Benennung für blinde Arten nicht ohne weiteres anzuwenden ist, schlug TULLBERG<sup>4</sup> für das Organ eine andre

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXVIII.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XVII. S. 245. KOLENATI beschreibt bei einer *Onychiurus*-Art (*Anurophorus Kollarii* Kol.) »zwei glomerierte und zwischen denselben vier Punktaugen . . .«; in den glomerierten Augen von KOLENATI erkennt man dieselben Organe, welche auch NICOLET für Sehorgane hält.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XVIII. S. 709 und 711.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXII. S. 16.

vor, die seine Lage in Beziehung zur Antenne bezeichnen sollte; er nannte das Organ »organum postantennale«, als welches es auch zurzeit bezeichnet wird. Nehmen wir jedoch die Lage der äußeren Gebilde bei gewissen Entomobryiden und die Lage der Sinneszellen bei den des Außenorgans entbehrenden Sminthuriden in Betracht, so wird uns die von TULLBERG gegebene Benennung ebensowenig passend scheinen wie diejenige von LABOULBÈNE; soll die durchaus beständige Lage des Organs (seiner äußeren und inneren Gebilde) in der Nähe von der Antenne bezeichnet werden, so wäre das Organ am passendsten das Organum adantennale zu nennen; da nun aber die Bezeichnung »Postantennalorgan« sich so eingebürgert hat, will ich sie auch fernerhin gebrauchen. Die zitierte Beschreibung von LABOULBÈNE gibt uns das Wesentlichste von dem Außenorgane wieder, nämlich die charakteristische Lage vor den Seitenaugen, die den meisten Poduriden Lubb.—CB. eigne Gruppierung der ovalen Felder »espaces ovides« um ein Centrafeld »centre commun«, das Vorkommen eines lichten Kreischens, »petit cercle clair et arrondi«, am inneren Ende eines jeden ovalen Feldes und das Variieren der Anzahl von ovalen Feldern; das Relief des Organs ist dem Verfasser wohl unklar geblieben; aus dem Text ist weiterhin zu ersehen, daß LABOULBÈNE in dem Organ ein Sinnesorgan vermutet. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Organs findet man in den Abhandlungen von TULLBERG; fürs erste erkennt TULLBERG<sup>1</sup> in dem von NICOLET Augen benannten Organe von *Onychiurus ambulans* (L.) das dem »organe antéoculaire« von LABOULBÈNE entsprechende Gebilde, was nach TULLBERG aus dem Vergleiche beider Organe folgt; hier und da gebe es ähnliche Erhöhungen — Höcker, als welche sich nämlich die von NICOLET bei *Onychiurus* als Augen, von LABOULBÈNE als ovale Felder bezeichneten Teile des Organs erweisen. Ein ähnliches Postantennalorgan wie bei *Anurida maritima* Laboulbène findet TULLBERG auch bei *Aphoromma* (*Anurida*) *granaria* (Nic.). Schließlich entdeckt TULLBERG das Postantennalorgan auch bei *Isotoma*-Arten; das letztere soll jedoch

<sup>1</sup> Op. eit. S. 16: »De Lipura-arter, jag sett, äro allesammans utan ögon, men hafva, mellan antennernas bas och den plats, ögon hos öfriga Podurider pläga intaga, ett egendomligt organ, sammansatt af ett för hvarje art begränsadt antal upphöjningar, ordnade i tvenne rader (XI, 16 op., 18 op., 19). Dessa hafva äfven af NICOLET och SCHIOEDTE blifvit ansedde såsom ögon, men utom det att de icke alls likna ögonen hos öfriga Podurider, synes den omständigheten, att (enligt LABOULBÈNE) en samling af liknande upphöjningar på nästan samma plats, fast ordnade i en cirkel, finnes hos en art af slägtet *Anurida* tillika med ögon af vanlig form, tala för, att nyssnämnda organ icke är en samling af ögon.«

von andern Bau sein, nämlich eine Hautfalte darstellen<sup>1</sup>, von einem erhöhten Hautringe umgeben, kurz und elliptisch oder groß und halbmondförmig. Die Funktion des Postantennalorgans weiß TULLBERG nicht zu deuten.

NASSONOW<sup>2</sup>, der sich für die Außengebilde des Postantennalorgans nicht näher interessiert, erwähnt in aller Kürze der Innervierung des Organs von *Lipura ambulans* = *Onychiurus armatus* (Tullb.) mittels eines sehr feinen Nerven von dem Sehlappen des Gehirns aus und bildet den Nerven auf Fig. 4, Taf. I ab.

Weiteres von dem Vorkommen der Außengebilde des Organs berichtet UZEL<sup>3</sup>: er findet das Organ bei einer *Hypogastrura*-Art, nämlich *Hypogastrura (Achorutes) sigillata* (Uzel); nach UZEL besteht das Organ aus dreieckiger, siegelförmiger, vor dem Seitenaugeliegender Einsenkung, in der sich vier Höcker befinden; die Gruppierung der vier Höcker ist aus UZELS Fig. 24 auf Taf. II zu ersehen; die Abbildung erweist sich jedoch von größerem Inhalte als der Text; es ist auf ihr ein kleiner Kreis in dem äußeren hinteren Winkel der dreieckigen Einsenkung vor dem unteren vorderen Omma eingezeichnet; daß der Kreis einen Höcker, der von mir im folgenden als Nebenhöcker bezeichnet wird, bedeutet, wird von UZEL nicht erläutert. UZEL hat also nicht nur das Vorhandensein eines Postantennalorgans bei *Hypogastrura*-Arten konstatiert, er bemerkte auch, daß alle Gebilde des Organs sich in einer dreieckigen Einsenkung befinden, die ich als Postantennalfeld bezeichnen werde und die von UZELS Vorgängern nur als ungekörnte Oberfläche dargestellt wurde; er bemerkte weiterhin, daß die Anzahl der im folgenden als periphere Höcker bezeichneten Teile des Außenorgans vier ist und daß es in dem äußeren hinteren Winkel der Einsenkung noch ein fünftes Gebilde gibt.

Gleichzeitig mit UZELS Abhandlung wurde diejenige von FERNALD<sup>4</sup>

<sup>1</sup> L. c. »Ett annat slag åter, bestående af ett halbmånformigt fält, omgifvet af en upphöjd rand, finnes hos släktet *Isotoma* (IX, 4 op., 16 op., 28 op.)«. Ob die Falte aus- oder eingestülpt sein soll, ist aus dem Texte nicht zu ersehen.

Op. cit. S. 45: »Postantennalorganet utgöres af en upphöjd hudring, som hos *Is. palustris* är liten och nästan elliptisk (IX, 4 op.), hos de mindre arterna stor och halfmånformig (IX, 28 op.)«.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXI. S. 53. Taf. I. Fig. 4.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIV. S. 67, 68, 70. S. 67: »Ustroje zàtykadlové jcn u jedineho druhu se objevuji«. S. 70: »Capite aute maculas oculares foveolis triangularibus, sigilliformibus instructo, in quibus quattuor tumores reperiuntur«. »Organis postantennalibus non similes sunt«.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XII. S. 448—449.

veröffentlicht. Übereinstimmend mit UZELS Angaben für *Hypogastrura* beschreibt FERNALD auch bei *Anurida maritima* (Guérin) das Postantennalfeld als Einsenkung<sup>1</sup>; die von LABOULBÈNE am Innenende der peripheren Höcker (»espaces ovoïdes«) bemerkten kleinen lichten Kreise beschreibt FERNALD als Basalstiele, auf denen die ovalen Körper (= peripheren Höcker) sitzen; durch die Mitte der Basalstiele zieht sich das Protoplasma, das den pigmentierten Inhalt der ovalen Körper mit dem Hypoderm verbindet<sup>2</sup>. Die funktionelle Bedeutung des Organs blieb dem Verfasser fraglich<sup>3</sup>. FERNALD gab sich Mühe, eine Nervenverbindung des Organs mit dem Gehirn aufzufinden, doch darin hinderte ihn das das Organ umgebende Pigment; in einem Falle glaubt er nämlich einen Nerven gesehen zu haben, der vom Gehirn gleich vor dem Sehappen nach dem Organe hinläuft; aber wenn ein solcher Nerv in dieser Richtung auch tatsächlich verläuft, dringt er in die Pigmentmasse etwas abseits, und von da ab konnte der Verfasser den Nerven nicht weiter verfolgen. Für das Sehvermögen des Organs gibt es, meint FERNALD, keine augenscheinlichen Bestätigungen, der Bau gibt keine Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage.

FERNALDS Beschreibung gibt uns folglich nicht nur eine weitere Erläuterung über den äußeren Bau des Organs, besonders über die kleinen lichten Kreise, der Verfasser hat den ersten Versuch gemacht, den inneren Bau des Organs zu erforschen; die Nachforschung hat jedoch zu einem sehr unbestimmten Resultat geführt. FERNALD will den das Organ versorgenden Nerven gesehen haben, doch sein Ursprung

<sup>1</sup> Op. cit. S. 449: »These organs occupy a slight depression on each side of the head between the antenna and ocelli. Near the organ the elevations of the cuticula cease, and over the surface of the organ itself it lies smoothly (Fig. 43)«.

<sup>2</sup> L. cit.: »Focusing more deeply than is represented in Fig. 41 and 44, a faint circle appears at the inner end of each oval body. Vertical sections (Fig. 43) show this circle to be the outline of a pedicle or stalk on which each body is mounted, and through the center of which connection between the pigmented protoplasm occupying the centers of these bodies and the protoplasm of hypodermis, is maintained.«

<sup>3</sup> L. cit.: »The function of this organ is unknown. I have endeavoured to find some nerve connection with the brain, but on account of the amount of pigment surrounding it I have been unsuccessful. In one instance I thought I discovered a nerve leading from the brain just anterior to the optic lobe, to it; but while such a nerve from the brain certainly passes in that direction, it enters the pigment mass a little to one side, and beyond that point I have failed to follow it. One is naturally inclined to consider it as in some way possessing a visual power, but there is no evidence supporting this view, and the structure does not materially aid in a decision.«

vom Gehirn wird von ihm nicht genau bestimmt (eine erläuternde Abbildung fehlt dem Texte), und der Nerv ist von ihm auch unverfolgt geblieben; indem ich etwas vorgreife, möchte ich gleich jetzt die Meinung ausdrücken, daß FERNALDS Nerv überhaupt kein Nerv; was nämlich der von FERNALD gesehene Strang bedeutet, ist aus seinem Verlaufe, wie ihn FERNALD schildert, und aus seinen Beziehungen zum Postantennalorgane klar zu sehen. Wenn aber FERNALD sein Versuch, die Innervierung des Organs aufzuklären, auch nicht gelang, so ist dem Verfasser doch keineswegs vorzuwerfen, daß seine Beschreibung den Tatsachen nicht entspricht, und es scheint mir die kurze Äußerung von WILLEM: »FERNALD, qui a représenté une coupe axiale de cet organe, n'a rien compris à sa structure . . .«<sup>1</sup> ganz ohne Grund zu sein. Weiteres über die Form des Postantennalorgans und seine Verbreitung bei Collembolen teilt uns SCHÄFFER mit; in betreff der Form des Organs bei den Entomobryidae DT. bleibt er bei der TULLBERGsehen Ansicht: die Isotomen haben ein Postantennalorgan »aus einer in sich zurücklaufenden, vorspringenden Chitinleiste bestehend«<sup>2</sup>; neueres berichtet SCHÄFFER vom Postantennalorgane der Poduridae Lubb.—CB.: das von UZEL bei *Hypogastrura sigillata* (Uzel) entdeckte »Organum sigilliforme« weist SCHÄFFER auch bei andern *Hypogastrura*-Arten nach<sup>3</sup>; SCHÄFFER macht darauf aufmerksam, daß das Organ keineswegs immer aus vier Höckern besteht, es findet sich oft (*Hypogastrura viatica* [Tullb.], *Hyp. manubrialis* [Tullb.]) noch ein fünfter vor, der eine centrale Lage den andern gegenüber einnimmt; es kommt jedoch vor (*Hypogastrura purpurascens* [Lubb.]), daß der fünfte Höcker samt den übrigen eine periphere Lage einnimmt, daß also alle fünf Höcker einen Kreis bilden. Alle Höcker sind nach SCHÄFFER getrennt. WILLEMS<sup>4</sup> Beschreibung der äußeren Form des Postantennalorgans bei *Hypogastrura viatica* stimmt vollkommen mit derjenigen von SCHÄFFER; die vier peripheren Höcker hält WILLEM für Deckgebilde, während der centrale Höcker die Sinneszelle bergen soll. Andre, wie BÖRNER<sup>5</sup> und

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 156. Nr. XXVI. S. 398.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 165—166. Taf. II. Fig. 25, 27 und 32.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 21 und 92: »Par raison d'analogie de structure externe, je considère dans l'organe d'*Achorutes* (IV, 10) la protubérance centrale comme correspondant à la cellule sensorielle et les quatre cônes périphériques comme des formations protectrices«.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. VIII. S. 13: »Der von SCHÄFFER für *Achorutes manubrialis* Tullb. und andre Arten dieser Gattung angegebene centrale Höcker ist die von ihm anscheinend übersahene centrale Vertiefung.«

SCHÖTT<sup>1</sup>, nehmen an Stelle des Centralhöckers eine centrale Vertiefung an. Andererseits ist BÖRNER auch mit dem Getrenntsein der Höcker nicht einverstanden — die Tuberkeln sollen »seitlich stets untereinander in Verbindung stehen«. Das Postantennalorgan von *Isotoma*, das nach SCHÄFFER aus einer ringförmigen Leiste bestehen soll, ist nach WILLEM eine Vertiefung mit vom scharfen Rande eingengter Öffnung<sup>2</sup>; identisch dem Organe von *Isotoma* soll laut WILLEMS Angaben auch das von ihm bei *Anurophorus* nachgewiesene Postantennalorgan gebaut sein. Der Auffassung von WILLEM schließt sich auch BÖRNER an<sup>3</sup>; das Organ von *Anurophorus* soll nach BÖRNER grubenförmig sein, dasjenige von *Isotomini* Börner aus einer einfachen Sinnesgrube, die rings von einer Chitinleiste umgeben ist, bestehen. Es hat nun ABSOLON<sup>4</sup> nachgewiesen, daß das Postantennalorgan von *Anurophorus* »in Form eines einzigen, ziemlich breit elliptischen Tuberkels (wie bei vielen *Isotoma*-Arten)« vorhanden ist; dieses wird späterhin auch von WILLEM bestätigt<sup>5</sup>.

Bevor WILLEMS erste Abhandlung über Collembolen<sup>6</sup> erschien, sprach man den Sminthuriden allgemein das Postantennalorgan ab; WILLEM weist bei *Sminthurus* ein Postantennalorgan nach, das hier den einfachsten Bau unter allen Collembolen haben soll<sup>7</sup>: L'organe postantennaire »se rencontre sous sa forme la plus simple chez *Sminthurus fuscus* (XII, 11). Il est constitué par une grosse cellule neuro-épithéliale dont le protoplasma, dans la région externe, est disposé en fibrilles rayonnantes convergeant vers un orifice des téguments; par cet orifice s'élève un cylindre cytoplasmique que recouvre une très fine membrane de chitine. La partie extérieure de l'organe se présente comme un tubercule claviforme hyalin, saillant entre la base de l'antenne et le champ oculaire (XII, 10)«; nach BÖRNER<sup>8</sup> soll jedoch das

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 5—12.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92: »Chez *Anurophorus* (V, 9) et *Isotoma* la région sensorielle de l'organe est abritée au fond d'une cupule elliptique à ouverture rétrécie par un rebord tranchant«.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. VIII. S. 43.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. II. S. 212.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. XL. S. 22: »L'organe postantennaire d'*Anurophorus*, comme celui de *Cryptopygus*, comporte extérieurement une saillie en bourrelet à base ovale; en cela il est identique à celui des *Isotomiens*, que les auteurs décrivent à tort comme une cupule.«

<sup>6</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXVIII. S. 226.

<sup>7</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 91.

<sup>8</sup> S. Literaturverz. Nr. X. S. 183: »Postantennaler Sinneskegel vorhanden (morphologisch ist er eine Borste und kein Homologon des Postantennalorgans der *Arthroplema*)«.

Organ von *Sminthurus fuscus* (L.) Tullb. eine Borste und kein Homologon des Postantennalorgans der übrigen Collembolen sein.

In seiner größeren Abhandlung<sup>1</sup> beschreibt WILLEM auch den inneren Bau des Organs bei *Anurida maritima* (Guérin): die Sinneszelle soll unter einer sehr dünnen Chitinlage in der Mitte der Rosette von sphärischen Tuberkeln (= peripheren Höckern), die LABOULBÈNE entdeckte, liegen; die Tuberkeln selber sollen Deckgebilde des Endorgans sein; jeder Tuberkel soll einer Hypodermzelle entsprechen. WILLEM findet das Postantennalorgan analog dem BRANDTSchen (LEYDIGSchen, TÖMÖSVARYSchen) Organ der Myriopoden und den Riechgruben der Insekten gebaut<sup>2</sup>: auf Grund der Analogie im Bau muß das Postantennalorgan ein Riechorgan sein, für welches er das BRANDTSche Organ hält.

Im obigen historischen Überblick wollte ich nicht die spezielleren, in historischer Beziehung minderwertigeren Literaturangaben anführen: sie finden ihre Beachtung im speziellen Teile meiner Schrift. Aus dem obigen ist es zu ersehen, daß vom Bau des Postantennalorgans keineswegs volle Gewißheit erlangt ist; sogar über den äußeren Bau des Organs ist man noch nicht einig, und manches bleibt noch sehr unklar. Dasjenige, was vom letzteren erforscht ist, besteht kurz und allgemein ausgedrückt in folgendem: bei den meisten Poduridae Lubb.—CB. besteht das Außenorgan aus einer Gruppe peripherer Höcker, die sich in einer Einsenkung befinden; im kompliziertesten Falle (die meisten Onychiurinae CB. und viele Achorutinae CB.) gibt es der peripheren Höcker mehrere; bei den Hypogastrurinae CB. besteht die Höckergruppe aus vier bis fünf peripheren Höckern<sup>3</sup>; statt des fünften peri-

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92: »Chez *Anurida maritima* (VI, 11) on observe sous les téguments une longue cellule neuro-épipithéliale en relation avec un prolongement nerveux émané du nerf optique; elle se termine par une extrémité tronquée, recouverte d'une très mince couche chitineuse, au centre de la rosette formée par les tubercules sphériques dont l'arrangement régulier a frappé LABOULBÈNE (VI, 8). A chacun de ces tubercules creux correspond une cellule chitinogène pigmentée: on doit considérer l'ensemble de ces productions hypodermiques, disposées autour de la terminaison sensorielle, comme un appareil de protection.«

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92—93: »Cette disposition est semblable à celle de l'organe de TÖMÖSVARY de *Lithobius*, de l'organe similaire de *Scutigera* non signalé encore. . . .« »Cette structure fondamentale est aussi celle des cupules antennaires des Insectes, qui sont le siège de la fonction olfactive. Pour autant qu'il soit permis de conclure de la structure d'un organe sensoriel à son rôle physiologique, on peut, par analogie, attribuer aux organes postantennaires une fonction du même genre.« <sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. X. S. 160.

pheren Höckers kommt ein centraler vor, öfters gibt es außerdem einen Nebenhöcker; bei den niederen Entomobryidae DT. (Isotominae Schöff.-CB. und Actaletinae CB.) besteht das Organ aus einem einfachen Höcker; bei den höheren Entomobryidae DT. und Sminthuridae Lubboek fehlt es gänzlich.

Mit dem inneren Bau des Organs haben sich, wie gesagt, nur zwei Forscher beschäftigt, und die Resultate ihrer Forschungen stehen durchaus nicht im Einklange: nach FERNALD gibt es unter den Außengebilden des Organs bei *Anurida* nur eine pigmentierte Hypodermis; der Verfasser fand keine Sinneszellen, und die Existenz eines Nerven scheint uns aus der Beschreibung eine sehr fragliche zu sein; andererseits spricht WILLEM vollkommen überzeugt von Nervenendigungen unter dem Außenorgan; unter dem letzteren findet der Verfasser in allen Fällen eine oder mehrere große Epithelialzellen, die von einem Zweige des Nervus opticus versorgt werden sollen; WILLEMS Beschreibung wird jedoch durch keine sämtliche anatomischen Befunde darstellende Abbildungen erläutert, denn die Fig. 11 auf Taf. VI<sup>1</sup> kann für eine solche nicht gelten, und, wie man im folgenden sehen wird, kann das auf der Figur Abgebildete ganz anders gedeutet werden als wie es WILLEM tut. Es muß gleich hier darauf hingedeutet werden, daß ich leider keine Gelegenheit hatte, *Anurida maritima* Laboulbène auf den Bau des Postantennalorgans zu untersuchen, um an demselben Objekt FERNALDS und WILLEMS Angaben zu prüfen; es befindet sich jedoch unter den von mir untersuchten Arten die Art *Hypogastrura viatica* Tullb., welche auch von WILLEM untersucht wurde, leider, wie es scheint, nur auf den äußeren Bau des Organs; die Ähnlichkeit des Außenorgans bei *Anurida maritima* und *Hypogastrura viatica* verführte WILLEM zu aprioristischen Schlüssen über den inneren Bau des Organs bei *Hypogastrura viatica*, und es wird aus dem folgenden auch tatsächlich zu sehen sein, daß dem analogen äußeren Bau allgemein auch eine Analogie des inneren Baues entspricht; sich auf diese Analogie und die anatomischen Befunde bei *Hypogastrura viatica* (Tullb.) stützend, ist es zu wagen, die Befunde der beiden Forscher einer Kritik und Deutung zu unterwerfen.

Die Resultate meiner eignen Untersuchungen über den Bau des Postantennalorgans bei einzelnen Repräsentanten der drei Familien (Poduridae Lubb.-CB., Entomobryidae DT. und Sminthuridae Lubb.) der Collembolen lege ich in dem nächstfolgenden speziellen Teile vor; in dem zweiten, allgemeinen Teile setze ich meine Erwägungen über die

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX.

Homologie der Gebilde des Postantennalorgans, über die Phylogenese der Collembolen auf Grund seines Baues und schließlich über die funktionelle Bedeutung des Organs auseinander.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir folgende Collembola-Arten:

Poduridae Lubb.-CB.

*Podura aquatica* L.

*Hypogastrura viatica* (Tullb.) nebst einigen andern *Hypogastrura*-Arten.

*Ongychiurus armatus* (Tullb.) nebst *On. fimetarius* (L.) und *On. okaënsis* Bck.

*Schoettellodes* (= ? *Brachystomella* Ågren) *quadrituberculatus* Bck.

*Achorutes* (= *Neanura*) *muscorum* Templ.

*Xenyllodes lamellifer* (?) Axelson.

*Schoettella sensibilis* Schött.

Entomobryidae DT.

*Anurophorus laricis* Nic.

*Tetracanthella coerulea* (Haller).

*Proisotoma crassicauda* (Tullb.).

*Folsomia fimetaria* (L.) nebst *F. quadrioculata* (Tullb.).

*Isotoma viridis* Bourlet.

*Heteromurus nitidus* (Templ.).

*Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin).

*Calistella superba* Reuter.

*Orchesella flavescens* (Bourlet).

*Tomocerus vulgaris* (Tullb.) nebst *T. longicornis* (Müller).

Sminthuridae Lubb.

*Sminthurides aquaticus* (Bourlet).

*Sminthurinus niger* (Lubb.).

*Sminthurus fuscus* (L.).

*Dicyrtoma atra* (L.).

*Dicyrtomina minuta* (Fabr.) var. *flavosignata* (Tullb.).

Spezieller Teil.

A. Das Postantennalorgan der Poduridae Lubb.—CB.

Art *Podura aquatica* Linné.

(Tafel XI, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6.)

In den folgenden Schilderungen der Lage der Organe wollen wir der Einfachheit wegen uns die Längsachse (Hauptachse) des

Kopfes wagerecht vorstellen, das Gesicht nach oben gewandt. Eine solche horizontale Kopflage stellt uns die Fig. 1 dar. Es sind auf der Figur das Gesicht (facies), der Scheitel (vertex) und die Wangen zu sehen; das Paar großer schwarzer Flecke ungefähr in gleicher Entfernung vom Vorder- und Hinterrande des Kopfes bezeichnet das Seitenaugenpaar; zwischen den Seitenaugen befindet sich der gewölbte, fast quadratische interorbitale Teil der Stirn (frons); der vor der Augenregion liegende interantennale Teil der Stirn erweitert sich seitwärts, indem er vor den Augen liegende Seitenvorsprünge bildet, welche vorn die schräg seitwärts gerichteten Antennen tragen; den Seitenvorsprung will ich als Antennenbasis<sup>1</sup> bezeichnen. Der Vorderrand des Seitenauges und die Antennenbasis grenzen nicht unmittelbar aneinander; zwischen dem Seitenauge und der Antennenbasis gibt es eine Querrinne, die sich seitwärts erweitert, in der Richtung zur Medianlinie der Stirn enger wird und unmittelbar vor dem Innenrande (Medianrande) des Seitenauges sich auskeilt; der Grund der Querrinne geht ohne Grenze in die Wange über; dank der Rinne hat die Antennenbasis einen ausgesprochenen Hinterrand. Am Vorderrande der Figur sieht man den präantennalen Teil der Stirn, der bei Poduriden stets kurz ist. Die hinter den Augen liegende Region entspricht dem Scheitel.

Die Fig. 2 stellt dieselbe Ansicht des Kopfes von *Podura aquatica* von oben dar, jedoch ohne den Scheitelteil; am Präparate, dem die Figur entnommen, war der mittlere Teil der oberen Kopfwand, nämlich der präorbitale und teilweise der interorbitale Teil der Stirn ausgeschnitten; dadurch ist Oberschlundganglion (*ggs*) und Pharynx (*ph*) bloßgelegt. Rechts vor dem Seitenauge (*sau*) sind die zwei ersten Antennenglieder (*an*) und zum Teil die Antennenbasis (*anb*) unversehrt geblieben; links ist Antennenbasis samt Antenne gänzlich beseitigt. Die Abtragung der Antennenbasis macht es uns bequemer, die Beschaffenheit des Bodens der Querrinne zu studieren. Kennt man die Lage der Außengebilde des Postantennalorgans bei den Collembolen überhaupt, so ist man geneigt, dieselben bei *Podura* am Boden der Querrinne (*qr*) vor dem Seitenauge zu suchen; doch findet man hier nichts derartiges: von einer »dünnwandigen Auftreibung«, die WILLEM<sup>2</sup> in der Querrinne

<sup>1</sup> Aus dem Vergleiche der Antennenbasis von *Podura aquatica* mit der »kreisrunden Antennenbasis« von *Onychiurus* ist zu schließen, daß sie einander nicht völlig entsprechen, daß nämlich die Antennenbasis von *Podura* einen umfangreicheren Kopfteil als die »kreisrunde Antennenbasis« von *Onychiurus* bedeutet.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 15: »Entre les yeux et l'antenne, ou, plus explicitement, extérieurement et postérieurement par rapport à la base de

nachzuweisen glaubt, ist nichts zu finden; es fallen hier aber auf der tiefbraun pigmentierten Haut zwei schwärzliche Flecke auf (Fig. 2 *as*), der eine etwas länglicher und quer gelagert, dem Innenwinkel der Rinne mehr genähert, der andre annähernd kreisförmig und mehr seitwärts gelegen: würden vielleicht diese Flecke dem Postantennalorgane anderer Collembolen entsprechen? Schält man sich vom Kopf aus dem Bereiche der Antennenbasis, Rinne und Augengruppe ein Stück Chitin ohne die pigmentierte Hypodermis ab, so sieht man am Boden der rinnenartigen Einfaltung inmitten der grob gekörnten Chitinoberfläche zwei flache, ungekörnte, nur äußerst fein punktierte<sup>1</sup> Feldchen, die voneinander durch einen sehr dünnen, gekörnten Streifen geschieden sind; diese Feldchen entsprechen ihrer Form und Lage nach vollkommen den beiden vormals bemerkten schwärzlichen Flecken. Eine nähere Betrachtung der Feldchen und der übrigen Chitinoberfläche beweist jedoch, daß die Feldchen keine Sinnesorgangebilde sind; besieht man die Chitinoberfläche zwischen den beiden Seitenaugen, so findet man auch hier zu Paaren gruppierte Feldchen, die ungekörnt nur fein punktiert sind; diese punktierten Feldchen erweisen sich als Chitinsehnen- oder Muskelansatzstellen, als welche sich auch die beiden Feldchen in der Einfaltung erweisen; die beiden Feldchen in der Einfaltung dienen nämlich als Ansatzstellen für diejenige Chitinsehne, die von HOFFMANN<sup>2</sup> bei *Tomocerus longicornis* (Müller) als »äußerer vorderer dorsaler Tentoriumarm« bezeichnet ist; es ist folglich einer von den Chitinsträngen, mittels derer die unter dem Speiserohre liegende Platte (das Tentorium) an die Innenwand der Kopfkapsel angeheftet ist. Diese Chitinsehne geht bei *Podura* vorn vom Seitenrande des Tentoriums ab und richtet sich quer seitwärts und nach hinten, gleichzeitig nach oben zum Seitenauge steigend; sie verläuft bis zum Seitenrande der Unterfläche des Gehirns; hier am Grunde des Schlappens angelangt, spaltet sie sich in zwei Äste; von den zwei Ästen spaltet sich der hintere abermals in zwei Züge, die längs der medianen Wand des Auges bis zum

celle-ci et en-dessous de la région oculaire, on peut trouver l'orifice évasé d'un enfoncement étroit et relativement profond qui pénètre dans la cavité céphalique. Au fond s'observe un relèvement, à paroi mince, de la cupule, et quelques cellules ganglionnaires. «

<sup>1</sup> Nach dem Vorgange von BÖRNER (s. Literaturverz. Nr. VIII. S. 9 und 12) unterscheide ich auf der Chitinoberfläche Körner, d. h. ziemlich grobe Höcker, und Punkte, d. h. minimale Erhebungen der Chitinoberfläche (vgl. Fig. 5); wie BÖRNER nachgewiesen, kommt allen Poduridae Lubb.-CB. die Punktierung wie die Körnelung zu.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XV. S. 654 und 656.

Innenrande des letzteren verlaufen, wo sie sich an das Außenchitin anheften; der vordere Ast des Tentoriumarmes steigt an der Seitenfläche des Gehirns zur Querrinne, indem er sich allmählich fächerförmig verbreitert; kurz vor seinem Ende spaltet sich auch der Vorderast in zwei Flügel, die sich an die beiden Feldchen der Querrinne anheften (Fig. 5 *sc*). Das fächerförmige Ende des Tentoriumarmastes ist mit pigmentierter Hypodermis bekleidet; infolgedessen treten auch die Feldchen als schwärzliche Flecke hervor. Es möchte gleich hier die Meinung geäußert werden, daß der das Postantennalorgan versorgende Nerv von WILLEM, FERNALD und wahrscheinlich der von BÖRNER<sup>1</sup> erwähnte nichts anderes als der vordere Ast des Tentoriumarmes ist. Die zwei Feldchen in der Einfaltung sind also keineswegs als äußere Postantennalorgangebilde aufzufassen; das Chitin in dem Bereiche der Feldchen ist auch nicht dünner, vielmehr dicker als außerhalb derselben. Außer WILLEM spricht von einem Postantennalorgane bei *Podura aquatica* BÖRNER<sup>2</sup>; BÖRNER faßt die Einfaltung in ihrem Ganzen als Postantennalorgan auf: die Chitinlage der Einfaltung soll dünnwandig sein; Schnitte, annähernd senkrecht zur Einfaltung geführt, beweisen das Umgekehrte (Fig. 5 *ch*): in dem Bereiche der Einfaltung ist die Chitinlage verhältnismäßig dicker; es scheint BÖRNER neulich seine Meinung über die Bedeutung der Einfaltung bei *Podura* geändert zu haben, indem er der Art das Organ abspricht<sup>3</sup>. Außengebilde des Postantennalorgans fehlen *Podura aquatica* in der Tat gänzlich, und die Hypodermislage unter der Chitinfalte besteht auch aus gemeinen Hypodermiszellen.

Trägt man die vordere Wand der Einfaltung, die zugleich als hintere Wand der Antennenbasis dient, vorsichtig ab (Fig. 2 links), so findet man in dem hinteren Teile der Antennenbasis unmittelbar vor der Einfaltung einen Haufen von fünf sehr großen Zellen. Der Haufen lehnt

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 8 Anmerkung: »Der innere Bau des Organs ist vornehmlich durch das Vorhandensein einer oder mehrerer Neuroepithelialzellen, die durch einen eignen bisweilen sehr starken Nervenstrang mit dem Ganglion supra-oesophageale in direkter Verbindung stehen, charakterisiert.«

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 8: »Doch treten hier keine besonderen äußeren Bildungen auf, die von systematischem Interesse sind. . . . Dies ist für die Acherutidae z. B. der Fall, wo das Organ äußerlich nur an einer mäßig tiefen Grube zwischen Antennenbasis und Augenfleck (bei *Friesca* dicht vor dem Augenfleck), die eine stark verdünnte Chitinfalte darstellt, zu erkennen ist, wie dies unabhängig von V. WILLEM, der *Podura* untersuchte, für die genannten Arten auch von KRAUSBAUER und mir konstatiert wurde.«

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. X. S. 160: »Postantennalorgan fehlt«.

sich an die Hypodermislage der hinteren Wand der Antennenbasis, wobei sämtliche Zellen nach innen von der Hypodermislage, also subhypodermal liegen; die Fig. 2 stellt uns die Lage der beiderseitigen Zellenhaufen dar: links ist der breitere obere Teil des kegelförmigen Haufens in seinem ganzen Umfange zu sehen (*szh*), rechts ist ein Teil des Haufens von der unausgeschnittenen Wand der Antennenbasis verdeckt. Die Zellenhaufen stehen mit dem Oberschlundganglion in Berührung. Bevor ich jedoch die Lage der Haufen am Gehirn näher präzisiere, will ich an der Hand der Fig. 2 und Fig. 3 den äußeren und inneren Bau des Gehirns beschreiben, insofern es nämlich für die Beschreibung der Lage des Zellenhaufens und seiner Innervierung mir nötig scheint; bei der Benennung der Gehirnteile bediene ich mich der Nomenklatur von VIALLANES<sup>1</sup>. Von oben gesehen, stellt sich das Gehirn als vierseitig (etwa trapezoid, fast rechteckig) dar: der hintere Rand des Gehirns ist etwas länger als der vordere. Von den drei Gehirnteilen (Proto-, Deuto- und Tritocerebron) sind allein Proto- und Deutocerebron zu sehen; das Tritocerebron wird von den übrigen Gehirnteilen verdeckt. Das Deutocerebron (Fig. 2 und 3 *dc*) bildet das Paar Seitenlappen am vorderen Rande des Gehirns; schräg seitwärts senden die Deutocerebrallappen die Antennennerven aus, die unmittelbar nachdem sie das Gehirn verlassen in die Antennenbasis eintreten (Fig. 2 *nan*). Der Hinterrand des Gehirns bildet zwei Paar Lappen oder Höcker (Fig. 3): das mittlere Höckerpaar (*c*) entspricht den Calyces, während die größeren schräg nach hinten und seitwärts gerichteten lateralen Lappen (*lo*) den Sehganglien (*ganglions optiques* VIALLANES) der Pterygoten entsprechen und ihrer breiten Verbindung mit dem übrigen Gehirn wegen als Sehlappen zu bezeichnen sind. Eine Mittellage im Gehirn nimmt derjenige Teil des Protocerebrons ein, der von VIALLANES als »*corps central du protocérébron moyen*«, von DIETL als Centralkörper bezeichnet ist (Fig. 3 *cc*).

Zwischen dem Centralkörper und den Deutocerebrallappen befindet sich der paarige Seitenlappen (*ll*, »*lobe latéral*« VIALLANES) des »*protocérébron moyen*«; zwischen dem Centralkörper und den Sehlappen tritt der Protocerebrallappen (*lpc*, »*lobe protocérébral*« VIALLANES) hervor. Da jederseits Seh-, Protocerebral- und Deutocerebrallappen seitwärts stärker als der Seitenlappen des »*protocérébron moyen*« vortreten, so bildet sich zwischen Seh- und Protocerebrallappen einerseits und Deutocerebrallappen andererseits eine Lateralrinne (*saz*, »*sillon*

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIV.

latéral« VIALLANES), die von einer Anhäufung von Nervenzellen ausgefüllt wird.

Wie bemerkt, steht der in der Antennenbasis liegende Zellenhaufen mit der Seitenfläche des Gehirns, nämlich seines protocerebralen Teiles, in Berührung; es ist die Seitenanhäufung von Ganglienzellen am Seitenlappen des »proto-cérébron moyen« derjenige Teil, an den sich der Zellenhaufen anschmiegt. Der Zellenhaufen ist annähernd kegelförmig; seine lappenartige, abgerundete Spitze ist nach unten gerichtet und überlagert den Seitenrand des Protocerebrons von unten, indem sie in der Art eines Kommas gegen die Kopfachse ausgeschweift ist; die Basis des kegelförmigen Zellenhaufens liegt der oberen Fläche des Gehirns zur Seite; es umklammert folglich der kommaartige Zellenhaufen den Seitenteil des Gehirns in der Nachbarschaft der Seitenlappen und paßt sich dabei der Seitenoberfläche des Gehirns an. Sondert man die Haut (Chitin samt Hypoderm) vom Zellenhaufen, so bleibt der Haufen am Gehirn hängen; präpariert man das Ganglion heraus, so werden mit ihm gewöhnlich auch die Zellenhaufen herauspräpariert (Fig. 3); dieser Umstand bewog mich, in den Zellen des Haufens Sinneszellen zu vermuten; diese Vermutung hat sich auch gerechtfertigt. Man könnte glauben, daß wegen der unmittelbaren Berührung der Zellen des Haufens mit der Gehirnoberfläche es zu keiner Entfaltung von peripheren Nerven kommt; das war auch meine Vermutung, und so suchte ich hartnäckig, aber vergebens nach Abgangsstellen der Sinneszellen vom Gehirn, da nämlich, wo der Zusammenhang des Haufens mit dem Gehirn mir am innigsten schien — an der Seitenfläche des Gehirns; allein nachdem ich die Sachlage bei *Onychiurus* studiert hatte, kam ich darauf, daß es auch bei *Podura aquatica* periphere Nervenfasern gebe; schließlich konnte ich die Fasern auch wirklich nachweisen; die Schwierigkeit des Nachweises hängt von dem komplizierten Verlaufe der dünnen Fäserchen ab, die die Verbindung der Zellen mit dem Gehirn bewerkstelligen; der Verlauf der Nervenfasern wird durch den vorderen Ast des oben erwähnten Tentoriumarmes kompliziert, den die Nervenfasern in allen Fällen, also nicht nur bei *Podura* und *Onychiurus*, zu umgehen haben: zwischen dem Seitenaugen und dem Sehlappen des Gehirns einerseits und dem Sinneszellenhaufen andererseits steigt zum Grunde der Querrinne der vordere Ast des Tentoriumarmes; in seinem Verlaufe paßt er sich der Hinterfläche des Zellenhaufens an (Fig. 4 und 5 se); die Nervenfasern gehen von dem Hinterrande der lappenartigen Spitze des Zellenhaufens aus; sie umschlingen den der Spitze des Zellenhaufens sich hinten anschmiegenden vorderen Ast des Tentoriumarmes

von außen und hinten, bevor sie in das Gehirn nahe seinem Seitenrande auf der Unterseite eindringen; die Nervenfasern umschlingen den vorderen Tentoriumast kurz oberhalb seiner Trennungsstelle von dem hinteren Tentoriumaste. Die Sinneszellen sind in dem Haufen so fest aneinander gepreßt, daß die gemeinsame Grenze von zwei Nachbarzellen nicht leicht festzustellen ist (Fig. 3 und 6). Nicht nur die Lage der Sinneszellen unter dem Hypoderm, sondern auch ihre innere Struktur ist auffallend: ungefähr in der Mitte der Sinneszelle liegt ein meistens abgerundeter Kern (Fig. 5, 6, 3 *k*), der jedoch oft lappenartige Fortsätze zu bilden scheint, der Kern wird unmittelbar von einem dichten, sich intensiv färbenden Plasmahof umgeben; von diesem perinucleären Plasmahofe gehen in annähernd radiärer Richtung Plasmafasern ab; die Plasmafasern färben sich ebenfalls intensiv; gegen die Peripherie der Zelle verästeln sich diese Fasern baumartig (Fig. 5, 6); die feinsten Verästelungen treten an die Oberfläche der Zelle. Durch die Fasern, die dem Anschein nach den Neurofibrillen entsprechen, werden Maschen gebildet, die gegen den Kern besonders weit werden (Fig. 3). Die Maschen sind von einer äußerst feinkörnigen, im Gegensatz zu dem Fibrillennetz sich schwach färbenden Zwischensubstanz ausgefüllt; die schwache Färbung der Zwischensubstanz ruft das überhaupt blasse Aussehen der Sinneszellen hervor. Normal verteilt sich die Zwischensubstanz ganz regelmäßig in dem Maschenraume (Fig. 4 und 5) und wird kaum gefärbt; bei ungenügender Konservierung ballt sie sich zu kompakten rundlichen Klumpen zusammen (Fig. 3 und 6 *kl*), die stärker gefärbt werden; daß es sich im letzteren Falle um Kunstprodukte der Konservierung handelt, beweist der Spaltraum, der sich zwischen dem Fibrillensystem und dem Klumpen bildet. Die anatomischen Befunde bei *Podura aquatica* sind also kurz gefaßt folgende: in der hinteren Partie der Antennenbasis befindet sich ein unterhypodermaler Haufen von Sinneszellen, die mit dem Protocerebron in dem Bereiche der Seitenanhäufung von Ganglienzellen (Ganglienkerne VIALLANES<sup>1</sup>) in Verbindung stehen; die Verbindung wird durch sehr kurze Nervenfasern vermittelt. Der Sinneszellen gibt es wenige (fünf in jedem Haufen); die Zellen sind groß und schließen ein breitmaschiges, sich baumartig verzweigendes Plasmafasersystem und eine feinkörnige Zwischensubstanz ein; die Zwischensubstanz teilt, indem sie sich sehr schwach färbt, den Zellen ein blasses Aussehen mit; ein sehr häufiges, jedoch unnormales Vorkommen ist das Zusammenballen der Zwischensubstanz in rundliche Klumpen.

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXV. S. 420.

Art *Hypogastrura viatica* (Tullb.) und andre *Hypogastrura*-Arten.

(Tafel XI. Fig. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20.)

Als zweites Objekt wähle ich einen Repräsentanten der Gattung *Hypogastrura* Bourlet, CB<sup>1</sup>. Hier stößt man in Vergleich mit *Podura* auf kompliziertere Befunde: die Gattung *Hypogastrura* hat nämlich äußere Nebenbildungen des Postantennalorgans, die *Podura aquatica* fehlen. Obgleich die Außenteile des Organs bei verschiedenen Arten der Gattung verschieden gebaut sind, ist doch leicht eine typische Form zu ermitteln, aus der andre Formen durch Fehlen des einen Teiles oder Komplikation des andern abzuleiten sind. Dieser Typus ist unter den *Hypogastrura*-Arten sehr verbreitet; als Beispiel der typisch gestalteten Postantennalorganform wähle ich *Hypogastrura viatica* (Tullb.).

Unmittelbar vor dem Seitenauge zwischen den zwei vorderen Ommata und der Antennenbasis (Fig. 7 *pa*) befindet sich ein dreiseitiges, schwach vertieftes Feld, als dessen vorderer Rand der Hinterrand der Antennenbasis dient; das dreiseitige Feld will ich das Postantennalfeld nennen (»Postantennalgrube« der Autoren). Die drei Ränder des Feldes sind ihrer Lage nach als Vorder- oder Innenrand, Seiten- oder Außenrand und Hinterrand zu bezeichnen. Der Vorder- rand des Postantennalfeldes verläuft fast genau in querer Richtung, etwas schräg seitwärts und nach vorn (*vr*), der Seitenrand (*sr*), des Postantennalfeldes verläuft auch schräg seitwärts und nach vorn, schneidet jedoch die Hauptachse des Kopfes unter einem viel spitzeren Winkel als der Vorderrand; der Hinterrand des Feldes fällt mit dem Vorderrande der beiden vorderen Cornealinsen (*cl*) zusammen. Die Oberfläche des Postantennalfeldes weicht durch ihre Beschaffenheit von der gemeinen Chitinoberfläche ab: indessen die letztere von verhältnismäßig groben Höckern (Körnern) bedeckt ist, die ihrerseits mit feinen Erhöhungen besät, granuliert<sup>2</sup> (punktiert) sind, ist das Postantennalfeld ausschließlich oder fast ausschließlich granuliert (Fig. 7). Auf der vorderen Hälfte des Postantennalfeldes, etwas hinter der Mitte seines Vorderrandes, findet man höckerartige Gebilde, die man in ihrer Gesamtheit als Postantennalorgan im engeren Sinne bezeichnet. Wie ich schon in der historischen Übersicht erwähnt hatte, war es UZEL, der das Außenorgan bei *Hypogastrura* entdeckte<sup>3</sup>: er beschreibt dabei

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. X. S. 160.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. VIII. S. 12.

<sup>3</sup> Op. cit. S. 70.

das Organ als aus vier Höckern bestehend, in einer dreieckigen Grube vor dem Augenflecke gelegen. SCHÄFFER, der das Organ bei sämtlichen ihm bekannten *Hypogastrura*-Arten nachwies, spricht nicht von vier, sondern von fünf Höckern, indem der fünfte den übrigen vier Höckern gegenüber eine centrale Lage behaupten soll<sup>1</sup>; es scheint jedoch SCHÄFFER zweifelhaft, ob der fünfte Höcker auch stets vorhanden sei<sup>2</sup>. Des centralen Höckers erwähnt auch WILLEM<sup>3</sup> und auch CARL<sup>4</sup>; der letztere weist nämlich den fünften Höcker bei der *Hypogastrura sigillata* (Uzel) nach, die nach UZEL vier Höcker besitzen sollte. Dessen ungeachtet werden von den meisten Verfassern auch jetzt noch den *Hypogastrura*-Arten normal vier Höcker zugeschrieben; an Stelle des fünften centralen Höckers wird meistens eine »centrale Vertiefung« beschrieben. Wie gesagt, hat BÖRNER<sup>5</sup> sogar die Meinung geäußert, daß »der von SCHÄFFER angegebene centrale Höcker die von ihm anscheinend übersehene centrale Vertiefung« sei; ÅGREN<sup>6</sup> erwähnt auch nur periphere, d. h. zu einem Kreise angeordnete Höcker, statt des centralen soll nach der Abbildung von *Hypogastrura serrata* (ÅGREN) zu schließen, eine centrale Grube vorhanden sein. Die nämliche Auffassung trifft man auch bei SCHÖTT<sup>7</sup>, WAHLGREN<sup>8</sup> u. a. Die centrale Grube nimmt bei gewissen *Hypogastrura*-Arten auch SCHÄFFER an; es soll nämlich bei denjenigen Arten kein centraler Höcker existieren, die fünf periphere Höcker besitzen<sup>9</sup>; statt des centralen Höckers kann in diesem Falle eine centrale Grube vorhanden sein<sup>10</sup>. Nun ist es jedoch ganz sicher, daß es eine centrale grubenartige Vertiefung überhaupt nicht gibt, weder bei den Arten, die vier periphere Höcker besitzen, noch bei denjenigen mit fünf peripheren Höckern; der Irrtum hat seine Erklärung darin, daß der centrale Höcker der stets vorhanden ist, meistens von den peripheren überragt wird. Die Höcker des Organs werden gewöhnlich als voneinander unabhängig aufgefaßt; BÖRNER<sup>11</sup> allein spricht von einer seitlichen Verbindung der peripheren Höcker

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 165.

<sup>2</sup> L. cit. S. 165, 166, 168.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 21. Taf. IV, Fig. 10.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XI. S. 251.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. VIII. S. 13.

<sup>6</sup> S. Literaturverz. Nr. XL. S. 2—8. Fig. 5.

<sup>7</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 5—10.

<sup>8</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXVII. S. 6.

<sup>9</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 166.

<sup>10</sup> S. Literaturverz. Nr. XXVII. S. 250.

<sup>11</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 9.

miteinander; wie ich gleich nachweisen werde, gibt es in der Tat eine Verbindung der peripheren Höcker, jedoch keine seitliche, sondern eine centrale, d. h. im Centrum des als Postantennalorgan sensu stricto bezeichneten Gebildes: die von SCHÄFFER als centraler Höcker bezeichnete Erhebung, an deren Stelle, wie gesagt, es niemals eine Vertiefung gibt, bildet eine gemeinsame Basis für die peripheren Höcker; alle peripheren Höcker sitzen auf dem Randteile der centralen Erhebung; dabei überragen die peripheren Höcker gewöhnlich die letztere; ganz dieselben gegenseitigen Beziehungen zwischen dem centralen und den peripheren Gebilden existieren auch bei *Anurida*, *Aphoromma* und den *Pseudachorutes*-Arten; diese Details sind auch ganz gut der Abbildung 11 auf Taf. VI WILLEMS großer Abhandlung<sup>1</sup> zu entnehmen, obgleich im Texte WILLEM davon keine Erwähnung tut. Anders hat WILLEM die Beziehungen des centralen Höckers zu den peripheren bei *Hypogastrura viatica* (Tullb.) auf Fig. 10, Taf. IV dargestellt<sup>2</sup>, nach der Abbildung zu urteilen, sind alle fünf Höcker voneinander ganz unabhängig; das ist jedoch nicht der Fall, und in dieser Beziehung, wie auch in mehreren andern, ist die Fig. 10 fehlerhaft. Besieht man meine Fig. 7, so findet man, wie gesagt, hinter der Mitte des Vorderrandes des Postantennalfeldes das eben besprochene Außengebilde des Organs; von oben gesehen hat es eine X-Figur, ist also vierstrahlig; jeder der vier Strahlen ist breit, lappenartig; die zwei vorderen Lappen (*pha*) sind größer und mit ihren Längsachsen dem Vorderrande des Feldes parallel, also fast genau quer zur Kopfachse gerichtet; die zwei vorderen Lappen sind einander fast gleich; die zwei kleineren hinteren sind einander auch beinahe gleich; ihre Längsachsen verlaufen auch fast quer, indem sie sich unter einem sehr stumpfen Winkel schneiden; die hinteren Lappen lehnen sich beinahe an die vorderen an. In der Mitte des ganzen Gebildes fließen die vier Lappen miteinander zusammen; dieser centrale Teil ist, obgleich sehr schwach, von den vier peripheren Lappen durch Einschnürungen abgegrenzt; aus der Fig. 7 ist es zu sehen, daß der Oberfläche des Organs jegliche Unebenheit, sogar die Granulierung fehlt. Geht man jetzt zu der auf Fig. 8 dargestellten Seitenansicht des Organs über, so sieht man, daß die als Lappen bezeichneten Teile des Organs basalwärts mit der Oberfläche des Postantennalfeldes nicht verwachsen, peripher folglich vollkommen frei sind; gegen das Centrum jedoch fließen sie breit mit dem Centralteile zusammen; dieser Centralteil (*bh*) seinerseits ist ein Höcker, der mit

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX.

<sup>2</sup> Op. cit.

einer breiten Basis dem Postantennalfelde angewachsen ist; anatomisch bilden folglich die peripheren Höcker Auswüchse des centralen Höckers, den ich, da er die Basis für die peripheren Höcker liefert, als Basalhöcker bezeichnen will; morphologisch ist er den peripheren Höckern (Blasen) durchaus nicht ebenbürtig. Das ganze Gebilde, d. h. den Basalhöcker samt den peripheren Blasen, will ich den Haupthöcker nennen. Fast unmittelbar hinter dem Haupthöcker, in dem stumpfen Winkel, den die beiden hinteren Blasen bilden, befindet sich auf dem Postantennalfelde noch eine zweite Erhebung (Fig. 7 und 10; vgl. auch Fig. 18); diese letztere will ich zum Unterschiede von dem Haupthöcker den Nebenhöcker nennen. Während der Haupthöcker dem Zwischenraume der beiden vorderen Ommata gegenüber liegt, befindet sich der Nebenhöcker vor dem unteren vorderen Omma. Der Nebenhöcker ist schon von UZEL bei *Hypogastrura sigillata* bemerkt und abgebildet worden; auf UZELS Fig. 24 ist er als ein Kreis in der Ecke des Postantennalfeldes abgebildet, im Text findet man jedoch keine Erläuterung, daß der Kreis einen Höcker darstellt. Auch von SCHÄFFER wurde der Nebenhöcker bemerkt, aber unrichtig aufgefaßt, was aus der Prüfung seiner Fig. 30 und des zugehörigen Textes<sup>1</sup> folgt; er faßt nämlich den Nebenhöcker von *Hypogastrura Schneideri* (Schäffer) als eine der peripheren Blasen auf. Den Nebenhöcker bildet auch BÖRNER ab<sup>2</sup>, nämlich bei *Hypogastrura cavicola* (CB.); auf der Fig. 5 BÖRNER'S Aufsatzes ist er als ein flacher, granulierter, von dem Hauptgebilde (Haupthöcker) abseits liegender Höcker dargestellt; im Texte erwähnt BÖRNER den Höcker nicht. Mehr Aufmerksamkeit hat dem Nebenhöcker SCHÖTT gewidmet: er beschreibt ihn bei *Hypogastrura Theeli* (Tullb.) und bei *Hypogastrura socialis* (Uzel) als eine herzförmige oder dreiseitige granulierte Wölbung, die sich unterhalb des »Postantennalorgans«, d. h. des Haupthöckers, befindet<sup>3</sup>. In der von SCHÖTT auf Fig. 2a zwischen den beiden hinteren peripheren Blasen dargestellten dreiseitigen granulierten Tuberkel ist auch bei *Hypogastrura longispina* (Tullb.) der Nebenhöcker zu erkennen. Den Nebenhöcker beschreibt und bildet auch ÅGREN bei *Hypogastrura serrata* (Ågren) ab<sup>4</sup>. Bei *Hypogastrura viatica* ist der Nebenhöcker eine schwach vorspringende,

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 165.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. IX. S. 340. Fig. 5.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 7 und 10.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XLI. S. 5: »Lateral und etwas hinter dem Organ« (= Haupthöcker) »findet sich in der Postantennalgrube eine große längliche, sehr fein granulierte Hautemgenz (Fig. 5)«.

einfache abgerundete Erhöhung ziemlich von demselben Umfange wie der Haupthöcker. Im Gegensatz zu dem letzteren ist der Nebenhöcker fein granuliert; seine Basis ist ihrer ganzen Breite nach dem Postantennalfeld angewachsen.

Die Abweichungen in der Beschaffenheit der äußeren Gebilde des Postantennalorgans bei andern *Hypogastrura*-Arten beziehen sich hauptsächlich auf die Form des Haupthöckers, speziell der peripheren Blasen, auf das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein des Nebenhöckers und eines Schutzhaares. Die Gestalt des Haupthöckers bietet ein besonderes Interesse, der Nebenhöcker und das Schutzhaar können gleich jetzt kurz besprochen werden. Das Schutzhaar (Fig. 9, Fig. 10 *sh*) sitzt auf dem Postantennalfeld, in dessen vorderer äußerer Ecke; es unterscheidet sich durch nichts von dem gemeinen Haar, ist mit seiner Spitze gegen den Haupthöcker gerichtet und bedeckt ihn teilweise (Beispiele *Hypogastrura unilinguiculata*, *Hyp. purpurascens*). Der Nebenhöcker ist bei fast allen *Hypogastrura*-Arten vorhanden; als Ausnahmen, die keinen Nebenhöcker haben, dienen *Hypogastrura unilinguiculata* (Tullb.) [Fig. 9] und *Hypogastrura mosquensis* (Bck.) [Fig. 11 und 12]. Die Form des Nebenhöckers ist abgerundet kegelförmig; er kann eine sehr breite Basis haben und deswegen platt aussehen (Beispiel *Hypogastrura viatica*), kann sich aber auch scharf vom Postantennalfeld absetzen (Beispiele *Hypogastrura purpurascens* Fig. 10, *Hyp. armata* [Nic.]); bei *Hypogastrura armata* (Nic.) ist sogar eine basale Einschnürung wahrzunehmen. Der Nebenhöcker kann unmittelbar hinter dem Haupthöcker zwischen den zwei hinteren peripheren Blasen sitzen und auch wieder eine Strecke weit hinter dem Haupthöcker in der hinteren äußeren Ecke des Postantennalfeldes liegen. Der Nebenhöcker ist gewöhnlich gleich dem Postantennalfelde granuliert, kann aber den peripheren Höckern ähnlich eine vollkommen glatte Oberfläche besetzen (Beispiel *Hypogastrura armata* [Nic.]).

Zur Darstellung des inneren Baues des Organs bediene ich mich derselben Art *Hypogastrura viatica* (Tullb.), außerdem der Art *Hyp. mosquensis* (Bck.). Ein senkrechter Schnitt, durch den Nebenhöcker geführt (Fig. 13 *nh*), belehrt uns, daß der Höcker nur ein gewölbter Teil des gemeinen Integuments ist; die Chitinlage wird am Höcker nicht dünner und hat eine Unterlage von gemeinem pigmentierten Hypoderm. Eines andern belehrt uns ein senkrechter Schnitt, durch den Basalhöcker und eine der peripheren Blasen geführt. Ein solcher Schnitt (Fig. 14) zeigt uns nämlich, daß die Chitinlage (*hch*) der Blasen und des Basalhöckers sehr dünn und vollkommen glatt ist; ganz am

Grunde wird jedoch die Chitinlage etwas dicker. Unmittelbar unter dem Basalhöcker liegt eine große birnförmige Zelle (*z*), der im Gegensatze zu den stark pigmentierten Zellen des Hypoderms jegliches Pigment fehlt; die Zelle springt gegen die Körperhöhle vor und sendet einen verästelten Ausläufer in den Basalhöcker und die Blasen aus, der den Innenraum der letzteren ausfüllt; der Zellkern liegt im inneren birnförmigen Teile der Zelle. Die Zelle steht absolut in keiner Verbindung mit Fasern, die für Nervenfasern gehalten werden könnten. Bei *Hypogastrura mosquensis* (Bck.) liegt die Zelle des Organs in der Hypodermislage, ohne gegen die Körperhöhle vorzuspringen; ihre Ausläufer, die den Haupthöcker ausfüllen (Fig. 16 *hh*), enthalten etwas Pigment; Plasma und Kern der Zelle färben sich sehr schwach. Die anatomischen Befunde bei den *Hypogastrura*-Arten sind also folgende: dem Haupthöcker entspricht nur eine Hypodermiszelle, die keine Sinneszelle ist; darauf ist besonders nachdrücklich hinzuweisen, in Anbetracht der Meinung von WILLEM, dem Centralhöcker (= Basalhöcker) müsse eine Sinneszelle, den peripheren Höckern je eine Hypodermiszelle entsprechen; da nun die peripheren Blasen eine ebenso dünne Chitinlage wie der Basalhöcker haben und mit demselben bloß eine Hypodermiszelle bergen, können sie keineswegs als protektive Gebilde aufgefaßt werden, wie es WILLEM tut<sup>1</sup>.

Von Sinneszellen gibt es unter dem Haupt- und Nebenhöcker nichts; untersucht man aber das Innere der Antennenbasis unmittelbar am vorderen Rande des Postantennalfeldes, so findet man hier den Haufen von großen Zellen wieder, die ich vormals bei *Podura aquatica* beschrieben habe; die Zellen (Fig. 15, 16 *szh*) haben vollkommen denselben Bau, wie diejenigen von *Podura aquatica*. Der Zellen gibt es bei *Hypogastrura* auch wieder fünf an der Zahl. Sie pressen sich zu einem unregelmäßig kegelförmigen Haufen zusammen (Fig. 17 *szh*). Wie bei *Podura* präpariert sich der Haufen leicht im Zusammenhange mit dem Oberschlundganglion heraus; auch ist es wieder die Seitenanhäufung von Ganglienzellen des Protocerebron, an die sich der Sinneszellenhaufen anschmiegt. Die Fig. 17 gibt uns noch einige weitere Details, welche die Beschaffenheit des Sinneszellenhaufens betreffen (die Figur stellt die linke Hälfte des Gehirns und den linken Sinneszellenhaufen dar); es ist der Zellenhaufen im Verhältnis zu seiner normalen Lage am Gehirne um 90° um seine senkrechte Achse gedreht dargestellt; dadurch ist die lappenartige Spitze (*sp*) des Sinneszellenhaufens, die in normaler

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 92.

Lage die Unterfläche des Gehirnrandteiles überlagert und von oben folglich nicht zu sehen ist, sichtbar geworden.

Eine besondere Beachtung beanspruchen die vier peripheren Blasen des Haupthöckers. Bei verschiedenen *Hypogastrura*-Arten unterliegen sie interessanten individuellen Formabänderungen, die in gewissen Fällen für die Art charakteristisch sind, indem sie sehr oft fast beständig auftreten, in andern Fällen ganz abnorm zu sein scheinen. Bei gewissen Arten (beispielsweise bei *Hypogastrura unilinguiculata*, Fig. 9) sitzen die Blasen mit breiter Basis auf dem Basalhöcker, in der Mehrzahl der Fälle bildet sich jedoch am Grunde der Blase eine halsartige Einschnürung; diese Einschnürung kann nur schwach angedeutet sein (*Hypogastrura viatica* Fig. 7 und 8), oft tritt sie jedoch sehr scharf vor (*Hypogastrura purpurascens* [Lubb.] Fig. 10, *Hyp. armata* [Nic.], *Hyp. rufescens* [Nic.] usw.); besieht man im letzten Falle die Blasen von ihrem freien Ende in der Richtung ihres Halses, so erscheint der Innenraum des letzteren als kleines, rundes Loch in der Mitte des Kreises, der den Umriß der Blase darstellt. Wie vorher bemerkt, ist die Chitinlage des Basalhöckers nicht von gleicher Mächtigkeit: der Grundteil des Basalhöckers wird von mächtigerer Chitinlage gebildet als sein Dach, das ebenso dünnwandig wie die peripheren Blasen ist (Fig. 14). Die Seitenansicht des Haupthöckers (Fig. 10) zeigt uns, daß dem Hals einer jeden peripheren Blase ein halbkreisförmiger Ausschnitt (*ass*) im Grundteile des Basalhöckers entspricht, daß folglich jede Blase auf einem Ausschnitte des dickwandigeren Grundteiles des Basalhöckers sitzt; besieht man den Grundteil des Basalhöckers von oben (Fig. 9, 19; vgl. Fig. 10), so stellt er sich als stumpfer Kegel dar, dessen obere Öffnung vier Ausschnitte trägt, die der Lage nach den vier Blasen entsprechen.

In dem Aufsatz über die Collembolen von Hamburg<sup>1</sup> gibt SCHÄFFER für *Hypogastrura purpurascens* (Lubb.) »fünf deutlich verschieden große Höcker, von denen keiner in die Mitte gerückt erscheint« an; die beigefügte Fig. 32 zeigt die fünf Höcker zu einer Rosette zusammengefügt, was wohl zugunsten der Auffassung aller fünf Höcker als peripherer Blasen des Haupthöckers spricht. Auf das Vorhandensein von vier bis fünf Tuberkeln (= peripheren Blasen) bei derselben Art deutet auch BÖRNER<sup>2</sup> hin. Die Unbeständigkeit der Anzahl von peripheren Blasen wird auch von andern Collembologen bezeugt, so z. B. gibt ÅGREN<sup>3</sup> bei einem Haupthöcker von *Hypogastrura serrata* (Ågren) vier periphere

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIV. S. 166.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 9.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XLI. S. 5.

Blasen, bei demjenigen der andern Seite ihrer fünf an, »von denen zwei nach hinten gerichtet sind«. Ein Schwanken der Anzahl von peripheren Blasen weist SCHÖTT<sup>1</sup> auch für die Art *Schoettella* (?) *crassicornis* Schött nach: es sollen der Blasen von vier bis sechs an einem Organ vorkommen. Die Unbeständigkeit der Anzahl von peripheren Blasen bei Poduriden überhaupt ist schon seit LABOULBÈNE bekannt, der sie bei *Anurida maritima* nachgewiesen hatte; das Schwanken der Anzahl der Blasen bei *Hypogastrura*-Arten ist von besonderem Interesse, denn das nähere Studium der Abänderungen in Form und Anzahl der peripheren Blasen gibt uns Nachweise, daß die Form des Haupthöckers mit vielen peripheren Blasen aus derjenigen mit vier Blasen entstanden sei; es können nämlich alle Stufen des Zerfalls einer einfachen Blase in zwei, vielleicht auch in mehrere, nachgewiesen werden. Es kommt oft vor, daß die für die Art typisch eiförmige periphere Blase eine abnorme Form erhält, daß sie beispielsweise zweilappig wird; eine solche stellt uns die Fig. 20 dar, da ist nämlich die rechte vordere Blase stark entwickelt und zweilappig. Eine weitere Stufe der Abnormität in demselben Sinne ist auf Fig. 18 abgebildet, wo die linke hintere Blase in zwei Blasen zerfallen ist; daß nämlich die linke hintere Blase abnorm gestaltet ist, beweist uns ein Vergleich von Fig. 18 mit Fig. 19: in Fig. 19 ist der Grundteil des Basalhöckers und der Umriß der peripheren Blasen gezeichnet; Fig. 18 stellt die Außenansicht desselben Haupthöckers dar; da sieht man denn, daß den zwei links vor dem Nebenhöcker (*nh*) sich befindenden Blasen (*php*<sub>2</sub>) nur ein Ausschnitt im Grundteile des Basalhöckers entspricht und daß die Halsteile gerade dieser beiden Blasen zusammenfließen. Eine sehr komplizierte Form des Haupthöckers bietet *Hypogastrura mosquensis* (Bek.) dar (Fig. 11 und 12; Fig. 15); hier scheint auf den ersten Blick der Haupthöcker mehrlappig zu sein; indessen beweist die nähere Untersuchung des Höckers bei jungen Exemplaren, daß er tatsächlich auch hier vierlappig ist, daß aber die vier Lappen sehr kompliziert gestaltet sind (Fig. 12).

Kurz gefaßt ist also der Bau des Postantennalorgans bei *Hypogastrura*-Arten folgender: das Außenorgan besteht aus einem dreiseitigen Postantennalfeld, auf dem zwei Höcker sitzen: ein vorderer, der Haupthöcker, welcher normal vier periphere Blasen trägt, und ein hinterer einfacher, der Nebenhöcker, welcher in einzelnen Fällen auch fehlen kann; einzelne periphere Blasen des Haupthöckers können in sekundäre Lappen zerfallen, wobei die Lappen, in den Fällen, wo sie sich

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 10, 11. Taf. 11, Fig. 11 und 12.

scharf voneinander absondern, nur schwer als sekundäre zu erkennen sind, da sie dem Äußeren nach den ungeteilten (primären) peripheren Blasen gleichen; der innere Teil des Postantennalorgans besteht aus fünf Sinneszellen, welche in den nämlichen Verhältnissen wie bei *Podura aquatica* mit dem Oberschlundganglion stehen; ihr innerer Bau entspricht auch demjenigen der Zellen von *Podura aquatica*; die Sinneszellen liegen in der Antennenbasis vor dem Postantennalfelde; ihre Lage ist subhypodermal.

Längs des Vorderrandes des Postantennalfeldes von *Hypogastrura*, zwischen dem Haupthöcker und dem inneren (medianen) Winkel des Feldes, heftet sich an das Integument der vordere Ast des »äußeren vorderen dorsalen Tentoriumarmes«; die Anheftungsstelle befindet sich folglich vor dem vorderen oberen Omma medianwärts vom Haupthöcker (Fig. 7). Das Nähere vom vorderen Aste des Tentoriumastes erläutert der auf Fig. 15 dargestellte, schräg durch den Bereich des Postantennalorgans geführte Schnitt: das Ende des Astes (Fig. 15 *se*) ist bei *Hypogastrura*, *Podura aquatica* analog, fächerförmig gestaltet, gabelig geteilt und von einigen wenigen Hypodermzellen (*hdz*) umgeben. Der Verlauf des Tentoriumarmes bei *Hypogastrura* entspricht vollkommen demjenigen von *Podura aquatica*; sein vorderer Ast keilt sich wie bei *Podura* zwischen den Hinterrand des Sinneszellenhaufens (Fig. 15 *szh*) einerseits, den Sehlappen (*g*) und das Seitenauge (*cl*) andererseits ein. Eine Abbildung, die einen analogen, schräg durch den Bereich des Postantennalorgans bei *Anurida maritima* Laboulbène geführten Schnitt darstellt, findet man in WILLEMS Abhandlung<sup>1</sup> auf Taf. VI; diese Fig. 11 ist einem Schnitt entnommen, der ganz entsprechend demjenigen auf meiner Fig. 15 abgebildeten, durch ein Omma des Seitenauges und den Haupthöcker geführt ist; vergleicht man die beiden Figuren miteinander, so wird man kaum Bedenken tragen, gewisse Details der beiden Abbildungen für einander entsprechend zu erklären; dabei kommt man zu einer andern Deutung der Details als es WILLEM tut: von Sinneszellen und peripheren Nerven gibt es auf WILLEMS Fig. 11 überhaupt nichts, leider ist in WILLEMS Figur das unter dem Integument vor dem Haupthöcker liegende nicht abgebildet, folglich auch nicht die von mir für *Hypogastrura* beschriebenen Sinneszellen; das unter »*g*« bezeichnete ist keinesfalls die Sinneszelle mit ihrem Kerne, sondern der Vorderast des Tentoriumarmes mit einer ihm anliegenden Hypodermzelle; die Abzweigung »*n*« wird wohl nicht den

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX.

Sehnerven, sondern den Hinterast des Tentoriumastes bedeuten; schließlich heftet sich der Vorderast des Tentoriumastes nicht inmitten des Haupthöckers, wie es WILLEMS Abbildung darstellt, sondern medianwärts von dem Höcker neben ihm an; solche Trugbilder, wie WILLEM eines davon auf seiner Figur abgebildet hat, kommen bei schrägen Schnitten leicht zustande. Vollkommen wahrheitsgemäß hat wohl FERNALD den Bau des Haupthöckers und seiner Nachbarorgane bei *Anurida* geschildert<sup>1</sup>: unter dem Höcker wird es wohl nur ein pigmentiertes Hypoderm geben; in dem mit offenbarem Schwanken für einen Nerven gedeuteten Strange erkennt man ohne weiteres den Vorderast des Tentoriumastes: der Verlauf und die Beziehungen dieses Stranges zum Haupthöcker laut FERNALDS Beschreibung entsprechen vollkommen dem von mir Beobachteten, — der Strang verläuft in der Tat vor dem Schlappen nach dem Haupthöcker und tritt an seine Seite. Aus dem Vergleich der Resultate meiner Forschungen mit denjenigen von FERNALD und WILLEM ist folglich zu schließen, daß das von FERNALD bei *Anurida* als Nerv aufgefaßte Gebilde dem WILLEMSchen »Nerven« entspricht, daß sein äußerstes Ende WILLEM entgegen sich nicht unter dem Haupthöcker, sondern neben ihm befindet, daß schließlich dieser von FERNALD und WILLEM als »Nerv« des Postantennalorgans aufgefaßte Strang kein Nerv, sondern der Vorderast des Tentoriumastes ist; weder FERNALD noch WILLEM hat die rechten Sinneszellen des Organs gesehen.

Arten *Onychiurus armatus* (Tullb.), *Onychiurus okaënsis* Bek.  
und *Onychiurus fimetarius* (L.).

(Tafel XI, Fig. 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30.)

Die Auffassung der bei *Podura* und *Hypogastrura* in der Antennenbasis gelegenen Zellen als Sinneszellen könnte wohl Bedenken erregen: ungewöhnlich ist nämlich die tiefe, unterhypodermale Lage der Zellen; außerdem wird ihre Verbindung mit dem Oberschlundganglion durch Vermittlung von sehr kurzen, schwer zu verfolgenden Nervenfasern bewerkstelligt; nach dem Studium der klaren Befunde bei *Onychiurus* muß jedes Bedenken über die Auffassung der Zellen als Sinneszellen für beseitigt gehalten werden.

Die viergliederigen Antennen sitzen bei *Onychiurus* am Vorderteile des Kopfes (Fig. 21 *an*); jede Antenne sitzt auf einem kreisförmigen, hellen Felde (*kab*), das von Collembologen als »Antennenbasis« be-

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XII.

zeichnet wird. Besieht man den Kopf von oben, so findet man hinter der »Antennenbasis« jederseits eine schräge Rinne (*paf*); jedoch nur der mittlere Teil des Vorderrandes dieser Rinne schließt sich bei *Onychiurus armatus* (Tullb.) dicht dem Rande der »kreisförmigen Antennenbasis« an, das untere und obere (vordere und hintere Ende der Rinne sind von der »kreisförmigen Antennenbasis« durch spitze Ausläufer des gemeinen dickwandigen Chitins geschieden<sup>1</sup>. Faßt man die Rinne als Postantennalfelder auf, so ist der Antennenbasis von *Hypogastrura* alles das gleichzustellen, was von der Rinne bis zur Angliederungsstelle der Antenne liegt, also die »kreisförmige Antennenbasis« und die Ausläufer des gemeinen Chitins zusammengenommen; hier also vor der Rinne wären unter der Körperdecke die Sinneszellen zu suchen. Ehe ich jedoch von den Sinneszellen spreche, wende ich mich zur Beschreibung der in der schrägen Rinne gelegenen äußeren Gebilde des Postantennalorgans. Eine sehr allgemeine Beschreibung des Organs von *Onychiurus armatus*, die jedoch für richtig gelten kann, gibt uns WILLEM<sup>2</sup>; er schildert den Bau wie folgt: »L'organe post-antennaire (V, 2) se présente comme une crête allongée, entourée d'une trentaine de protubérances disposées transversalement, le tout logé dans une fossette ovale, à bords en surplomb, placée verticalement derrière la base de l'antenne«; es ist zu bemerken, daß der »längliche Kamm« (»crête allongée«) oder erhöhte Streifen nicht nur vor WILLEM, sondern auch späterhin für eine Einsenkung, eine Grube angenommen war<sup>3</sup>.

Die länglich ovale Rinne von *Onychiurus armatus* (Tullb.) ist ziemlich tief und vorn, hinten und außen von der übrigen Körperoberfläche scharf abgegrenzt; anders an ihrem Innenende: hier steigt der Boden der Rinne allmählich bis zum Niveau der übrigen Körperoberfläche und bildet einen nach hinten gebogenen Ausläufer (Fig. 21, 22 *asl*). Der Ausläufer ist ungefähr zweimal enger als der Hauptteil des Postantennalfeldes. Längs der Mittellinie dieses breiteren Hauptteiles des Feldes zieht ein kaum erhöhter, sehr enger Streifen (»crête allongée« WILLEM), auf dessen Rand eine geschlossene Reihe von gegen 30 ovalen Höckern sitzt (Fig. 22, 23, 24 *phk*). Auf senkrechten Querschnitten

<sup>1</sup> Die helle kreisförmige Antennenbasis ist keineswegs eine allgemeine Erscheinung bei Onychiuren, ja sie kann sogar bei ein und derselben Art vorhanden sein und auch fehlen: bei Exemplaren von *On. fimetarius* (L.), die von mir in Nordkavkasien gesammelt waren, gab es keine Spur von den Kreisen.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX, S. 25, Taf. V, Fig. 2.

<sup>3</sup> S. beispielsweise Literaturverz. Nr. III. S. 386—387.

durch das Feld und den Streifen (Fig. 23 und 24) ist es zu sehen, daß der Längsstreifen (*bh*) eine äußerst schwach ausgebildete Chitinfalte ist, deren Dach im Vergleich mit dem angrenzenden Chitin des Postantennalfeldes (*ch*) stark verdünnt, deren Außenfläche jedoch samt dem übrigen Postantennalfelde fein punktiert ist. Besieht man das Postantennalfeld von der Seite der Körperhöhle (Fig. 25), so stellt es sich uns in seiner Gesamtheit als eine längliche Vorwölbung dar, deren Längsachse von einer sehr schmalen Rinne (Fig. 25 *bh*, Fig. 23 und 24 *bh*) eingenommen wird; dieser schmalen Rinne entspricht auf der Außenfläche der höckertragende Streifen. Die auf dem Streifen sitzenden Höcker (Fig. 22, 23, 24, 25 *phk*) von *On. armatus* sind ovale, blasenförmige Körper, deren Längsachse bei den mittleren Höckern senkrecht zum Streifen gerichtet ist. Die Höcker sind ziemlich doppelt so lang als hoch; ihre Breite ist noch geringer wie ihre Höhe; die Höcker desselben Organs sind nicht von gleicher Größe, so wie auch das Verhältnis der Länge der Höcker zu ihrer Höhe und Breite nicht gleich bleibt. Besieht man die Höcker von außen (Fig. 22), so gewahrt man, daß dieselben in zwei Längsreihen geordnet sind, die an den Enden des Streifens ineinander übergehen; die nämliche Obenansicht, wie auch die Seitenansicht dem Streifen entlang (Fig. 23) zeigen uns, daß die Höcker oder Blasen der einen Reihe mit ihren Innenenden sich zwischen die Blasen der andern Reihe einkeilen. Ganz nahe dem Innenende jeder Blase sieht man unter ihr einen glänzenden Punkt (Fig. 25 *st*), dessen Bedeutung nach der Untersuchung von zur Längsachse des Organs senkrechten Schnitten (Fig. 23, 24) klar wird; aus solchen Schnitten ist es zu ersehen, daß dem hellen Punkte der Lage nach die kurze, stielartige Basis (*st*) der Blase entspricht, mittels deren die Blase mit dem Rande des erhöhten Streifens zusammenhängt; als helle Punkte erscheinen eigentlich die Öffnungen, durch die das Innere der Blase mit der unter dem Streifen ihm entlang laufenden Rinne kommuniziert. Diese dünnen Schnitte belehren uns auch, daß das Chitin der Höcker äußerst dünn und auf seiner Außenfläche im Gegensatz zur übrigen Außenfläche des Gesamtorgans nicht punktiert ist. Im Vergleich mit der Chitinlage der Blasen ist diejenige des erhöhten Streifens viel mächtiger; untersucht man jedoch sorgfältig den Streifen von außen, so sieht man eine lichte Zickzacklinie, die der Mitte des Streifens entlang verläuft und die Basalstiele der Blasen miteinander verbindet: die Zickzacklinie bezeichnet die Stelle einer äußerst dünnen Chitinlage des Streifens. Vergleicht man jetzt die oben betrachteten Chitinteile in ihrer Gesamtheit mit den Außenbildungen des Postantennalorgans bei

*Hypogastrura*, so kommt man zu dem Schlusse, daß die Blasen von *Onychiurus armatus* den peripheren Blasen des Haupthöckers von *Hypogastrura*, der erhöhte basale Streifen dem Basalhöcker entsprechen muß. Der erhöhte Streifen unterscheidet sich von dem Basalhöcker, insofern das dünnwandige Dach des letzteren hier zu einer Zickzacklinie rückgebildet ist, der Grundteil im Gegenteil mehr entwickelt ist und fast den ganzen Streifen ausmacht.

Was nun die Nervenendigung anbelangt, so findet man davon Notizen bei WILLEM<sup>1</sup>, die folgendermaßen lauten: »Chez *Lipura* (V, 2), où l'organe est très allongé, la terminaison de la cellule neuro-épithéliale correspond à l'éminence linéaire enserrée par la double série de tubercules qui s'observe au milieu d'une dépression tégumentaire.« Untersucht man die hypodermale Lage des erhöhten Streifens von *Onychiurus*, so findet man hier nur die Lage von gemeinen Hypodermiszellen (Fig. 26 *hd*), die Ausläufer in die peripheren Blasen aussenden; von der WILLEMSchen Nervenzelle ist hier nichts zu finden. Wie gesagt, geht das Postantennalfeld gegen die Mittellinie der Stirn in einen engeren, nach hinten gekrümmten Abschnitt über (Fig. 22 *asl*); an der Grenze dieses engeren Abschnittes und des eigentlichen Postantennalfeldes gibt es eine Einschnürung (Fig. 22, vgl. auch Fig. 30). Die Oberflächenbeschaffenheit dieses engeren Abschnittes nimmt eine Mittelstellung zwischen dem eigentlichen Postantennalfeld und der gemeinen Oberfläche ein: hier fehlen wohl die großen Höcker des gemeinen Chitins, es finden sich aber sehr kleine Höckerchen vor, die den großen Höckern entsprechend auf ihrer Oberfläche granuliert sind; diese Bildungen sind folglich als kleinere Höcker aufzufassen. Die Höckerchen sind jedoch nicht auf der ganzen Oberfläche des Abschnittes zerstreut: es finden sich auf dem Abschnitte zwei kleine nebeneinander liegende Feldehen, die dem eigentlichen Postantennalfeld analog ausschließlich granuliert sind (Fig. 30 *as*). Auf Schnitten durch die Feldehen erweist es sich, daß die letzteren die Ansatzstellen des zweigespaltenen fächerförmigen Endes des »vorderen äußeren Tentoriumarmes« sind.

Bei *Podura aquatica* befinden sich die vermutlichen Sinneszellen des Postantennalorgans in der Antennenbasis vor den beiden Ansatzstellen des vorderen Zweiges des Tentoriumarmes; bei *Hypogastrura* ebendasselbst; es müßte also der Sinneszellenhaufen auch bei *Onychiurus* vor der doppelten Ansatzstelle des Tentoriumarmzweiges gefunden werden; da finden wir ihn auch in der Tat unter dem oberen Ausläufer

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92.

des gemeinen Chitins, der sich zwischen das Postantennalfeld und die »kreisförmige Antennenbasis« einklemt. Der Zellenhaufen, der sich auch hier unter der Hypodermislage befindet, hat meistens eine birnförmige, am freien Ende abgerundete Gestalt (Fig. 27, 28 *szh*). Gewöhnlich sind es vier Zellen, die den Zellenhaufen zusammensetzen; ihre Anzahl kann sich auf zwei beschränken, oder es können der Zellen auch fünf sein. Der innere Bau der Sinneszellen entspricht vollkommen demjenigen von *Hypogastrura* und *Podura*; der Kern ist oft etwas zusammengedrückt, von einer Plasmalage umgeben, die radiale Ausläufer zur Peripherie der Zelle aussendet; in der feinkörnigen Zwischensubstanz finden sich oft auch wieder die abgerundeten Klümpchen vor.

Im Gegensatz zu *Podura* und *Hypogastrura* ist jedoch der Zellenhaufen nicht unmittelbar dem Seitenteile des Oberschlundganglions angefügt: der Zellenhaufen ist von dem Gehirn verhältnismäßig entfernt, was bei *Onychiurus* allem Anschein nach durch die schwache Ausbildung des Gehirns hervorgerufen wird. Besieht man die vor den Schlappen befindlichen Teile des letzteren, denen bei *Podura* und *Hypogastrura* die Sinneszellenhaufen anhafteten (Fig. 27 *zp*), so findet man hier jederseits einen bedeutenden Zipfel, der vom Gehirn seitwärts abgeht. Vom äußersten Ende des Zipfels und von seiner Unterfläche gehen Nervenfasern ab, die gewöhnlich zwei Züge bilden (Fig. 27 und 28 *fz*), in denen jedoch die elementaren Nervenfasern selbständig verbleiben, ohne einen von gemeinsamer Nervenhülle bekleideten Nervenstrang zu bilden (Fig. 28). Obgleich die Sinneszellen fest zusammengekittet sind, sind die Umrisse der Zellen, die sich als birnförmig erweisen, nachzuweisen, sowie auch der Übergang der Zellen in die Fasern. Die letzteren verlaufen schräg nach vorn und seitwärts; den oben erwähnten Tentoriumarm kreuzen die Nervenfasern unter einem spitzen Winkel, indem sie ihn von hinten umgehen.

Bevor ich mich zu den Außenbildungen des Postantennalorgans bei *Onychiurus fimetarius* (L.) wende, erwähne ich noch kurz derjenigen von *Onychiurus okaensis* Bck.<sup>1</sup> Bei dieser Art besteht das Postantennalorgan aus einem länglichen Postantennalfelde, dessen innerer Ausläufer nur fein granuliert ist; die peripheren Höcker (Fig. 29), 24 an der Zahl, sind länglich, von beiden Seiten zusammengedrückt und in der Mitte oft ziemlich stark sattelartig eingeschnürt; das äußere Ende vieler Höcker sowie das innere springt höckerartig vor, ist auch oft

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. VI. S. 3—5.

gabelförmig gespalten<sup>1</sup>; *On. okaënsis* stellt folglich einige Komplikationen in der Form der peripheren Höcker dar: die letzteren haben nämlich Neigung, Auswüchse zu treiben.

Einen noch komplizierteren Bau haben die peripheren Höcker von *On. fimetarius* (L.), deren Anzahl 8—17 ist (Fig. 30). Das Organ von *On. fimetarius* (L.) scheint ganz ähnlich demjenigen von *On. ambulans* (L.) gebaut zu sein; was nun das Postantennalorgan der letzteren Art anbetrifft, so geben uns von seinem Bau Notizen schon die Aufsätze von NICOLET; aus der Fig. 19 auf Taf. II von NICOLETS Aufsatz<sup>2</sup> ist zu ersehen, wie sich der Verfasser das Organ von *On. ambulans* vorstellte: der Figur nach besteht das Organ aus zwei parallelen Reihen ineinandergreifender kreisförmiger Erhöhungen auf einem länglichen, an beiden Enden abgerundeten Felde gelegen; die Form jeder Erhöhung entspricht laut der Figur vollkommen derjenigen einer Seitenaugenlinse; auch hatte schon NICOLET den von Postantennalhöckern freien Innenteil des Feldes bemerkt. Eine viel exaktere Abbildung und Beschreibung der Postantennalhöcker und Postantennalfeldes gibt TULLBERG<sup>3</sup>; nach TULLBERG soll das Organ von *On. ambulans* (L.) aus 14 im Umkreis einer engen Zone angeordneten Erhöhungen bestehen; jede Erhöhung ist wiederum von strahlenförmig gestalteten Reihen von feinen Vorsprüngen umgeben; es hat in der TULLBERGSchen Fig. 19 auch der Ausläufer des Postantennalfeldes samt den beiden Ansatzstellen des Tentoriumarmes Beachtung gefunden. Eine detailliertere Ansicht des Haupthöckers von *On. inermis* (Tullb.) = *On. fimetarius* (L.) bildet ABSOLON ab<sup>4</sup>; der Verfasser stellt die »finare punkter« von TULLBERG als Randauswüchse<sup>5</sup> einer gemeinsamen höckerartigen Basalbildung dar; diese höckerartige Basalbildung soll den oberen Höcker eines »Doppeltuberkels« bedeuten, während der untere Höcker des »Doppeltuberkels« von einfachem Bau sein soll. ABSOLON macht darauf aufmerksam, daß die »obere Höckerreihe« »Dr. SCHÄFFER ganz entgangen ist, indem er in dem Postantennalorgane von *Aphorura inermis* (= *On. fimetarius* (L.)) nur die untere perlenartige Höckerreihe und die einfache Sinnesgrube beschrieben und abgebildet hat«<sup>6</sup>; es wird wohl

<sup>1</sup> Einer analogen gabelförmigen Spaltung des Außenendes einiger peripherer Höcker (Blasen) begegnet man auch bei *Anurida Tullbergii* Schött.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXII.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXII. S. 55. Taf. XI, Fig. 18 und 19.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. I. S. 83. Fig. 1. S. 84. Fig. 2a.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. III. S. 386, vgl. Fig. 1 S. 83 von Nr. I.

<sup>6</sup> Op. cit. S. 386—387.

jedem einleuchten, was ABSOLON für die unteren Höcker der »Doppel-tuberkel« angenommen hat, — das sind außer Zweifel die Fußteile der peripheren Höcker, die SCHÄFFER auch in der Tat ohne die Endteile der peripheren Höcker auf seiner Fig. 18, Taf. II abgebildet hat. Eigene Forschungen über den Bau des Außenorgans bei *Onychiurus fimetarius* (L.) gaben mir folgendes: von außen gesehen stellt jeder Höcker ein maulbeerartiges Gebilde dar, das aus einer unbestimmten Anzahl von sehr kleinen, länglichen, am freien Ende abgerundeten Höckerchen besteht, welche auf einer gemeinsamen Basis sitzen<sup>1</sup> (Fig. 30 und 26 *phk*). Diese Basis enthält einen Hohlraum, der mit den Achsenkanälchen der kleinen Höckerchen in Verbindung steht, anderseits durch eine kreisförmige Öffnung in dem halsartig verengten Basalstiel in die Innenrinne einmündet, die in der Schicht des Chitins die Achse des gesamten Organs durchläuft. Die Wand des basalen Abschnittes eines peripheren Höckers sowie der Höckerchen besteht aus einer sehr dünnen Chitinlage. Die Hohlräume der Höcker sowohl wie die Innenrinne sind von Ausläufern der das Hypoderm des Postantennalfeldes bildenden Zellen erfüllt. Das Hypoderm des Postantennalfeldes weicht in keiner Beziehung von dem gemeinen Hypoderm ab; das nämlich im Gegensatz zu *Hypogastrura viatica*, wo es eine spezialisierte birnförmige Zelle des Haupthöckers gibt; in der Nähe der Hypodermis schicht sieht man unter dem Höcker nur Muskelzüge vorüberziehen.

Durch die Befunde bei *Onychiurus* wird man völlig überzeugt, daß der Zellenhaufen aus Sinneszellen besteht; die Nähe der Sinneszellen zu den Außenbildungen des Postantennalorgans auch bei *Onychiurus* bekräftigt die Meinung von der Zusammengehörigkeit beiderlei Gebilde und die Auffassung des Postantennalorgans als Sinnesorgan. Ein weiterer interessanter Zug der *Onychiurus*-Arten besteht in der Unbeständigkeit der Anzahl und Form der peripheren Höcker: *Onychiurus fimetarius* (L.) hat ihrer 8—17, *On. armatus* (Tullb.) 23—44, *On. furcifer* (C.B.) 17—20 usw. *Onychiurus okaënsis* Bek. bietet in betreff der Form der peripheren Höcker interessante Befunde: hier findet man eine Komplikation der Form der Höcker, eine Bildung von tertiären Auswüchsen, die analog den Befunden bei *Hypogastrura* zu einer Teilung der peripheren Höcker und zur Bildung einer Mehrzahl von peripheren Höckern aus einer Minderzahl führen konnte. Eine solche geringe

<sup>1</sup> Nach der Abbildung (s. Literaturverz. Nr. I. S. 84. Fig. 2*d*) und Beschreibung (s. Literaturverz. Nr. III. S. 386), die ABSOLON für die Art *Onychiurus giganteus* (Absn.) gibt, zu schließen, ist der Bau der peripheren Höcker bei der genannten Art ganz derselbe wie bei *On. fimetarius* (L.).

Anzahl von Höckern bietet *Onychiurus quadrituberculatus* (CB.) dar, welche Art nach BÖRNER'S Angabe ein »Postantennalorgan aus vier Tuberkeln bestehend, die fast genau wie bei vielen *Achorutes*-Arten (= *Hypogastrura*-Arten) im Kreise angeordnet sind«<sup>1</sup>, besitzt. Es ist folglich annehmbar, daß die *Onychiurus*-Arten mit vielhöckerigem Postantennalorgane von Arten mit vierhöckerigem Organ abstammen.

Von der Innervierung des Postantennalorgans bei *Onychiurus armatus* (Tullb.) tut in aller Kürze außer WILLEM auch NASSONOW<sup>2</sup> Erwähnung; NASSONOW berichtet uns nämlich<sup>3</sup>, daß die Außenbildungen durch feine Nerven, die von den Sehlappen ausgehen, versorgt werden, was tatsächlich jedoch nicht vorkommt; besieht man die Fig. 5 auf Taf. I von NASSONOW'S Aufsatz, so könnte auf den ersten Blick geglaubt werden, daß NASSONOW auch wirklich den zugehörigen »Nerven« gesehen hat; faßt man jedoch die Fig. 5 und meine Fig. 27 etwas näher ins Auge, so ergibt es sich, daß der von NASSONOW als Nerv des Organs gedeutete Strang keinesfalls meinem Nervenfaserbündel entspricht: die Ursprungsstelle des Nerven am Gehirn ist in meiner Figur und derjenigen von NASSONOW nicht dieselbe, nach NASSONOW'S Fig. 5 zu schließen, verläuft der Nerv gegen den Hinterrand des Postantennalfeldes, laut mir verläuft das Nervenbündel gegen den Ausläufer des gemeinen Chitins vor dem Felde; bei NASSONOW sind die Nerven als lange Stränge ohne die Sinneszellen abgebildet, nach meiner Beschreibung ist das Nervenfaserbündel kurz und geht in ein länglich abgerundetes Paket von Sinneszellen über; es kann folglich der »Postantennalnerv« von NASSONOW nicht der eigentliche Nerv des Organs sein; als was der NASSONOW'SCHE Nerv zu deuten ist, bleibt mir ein Rätsel.

Arten *Schoettellodes* (? *Brachystomella* Ågren.) *quadrituberculatus* Bek.<sup>4</sup>, *Xenyllodes lamellifer* (?) Axelson<sup>5</sup> und *Schoettella sensibilis* Schött.<sup>6</sup>.

(Tafel XI. Fig. 31, 32 und 33.)

Die Außenbildungen des Postantennalorgans befinden sich bei *Schoettellodes quadrituberculatus* Bek. auf einem kleinen Postantennalfelde

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 4.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXI.

<sup>3</sup> Op. cit. S. 53.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. VI. S. 4.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. V. S. 3.

<sup>6</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 11. Taf. II, Fig. 15 und 16. Die beiden letzteren Arten waren von mir in der Ostseeprovinz (Gouvernement) Livland

(Fig. 31 *pa*f). Der Basalhöcker ist verhältnismäßig groß und mit vier Ausschnitten an seinem Grundteile versehen, auf den Ausschnitten sitzen die vier kurzen, breiten, an ihrer Anheftungsstelle schwach eingeschnürten peripheren Höcker<sup>1</sup>.

Das Postantennalorgan von *Xenyllodes lamellifer* Axelson<sup>2</sup> besteht aus einem unregelmäßig dreieckigen Postantennalfelde und dem auf ihm liegenden Höcker. Das Postantennalfeld liegt mit seiner Längsachse quer zur Längsachse des Kopfes (Fig. 32 *pa*f) unmittelbar vor den beiden vorderen Ommata. Der Höcker liegt analog dem Haupthöcker bei *Hypogastrura* dem Zwischenraume der beiden vorderen Ommata gegenüber. Der Grundteil des Höckers ist kreisförmig, während der obere Teil des Höckers vier periphere Höcker trägt; die peripheren Höcker sind vom Basalhöcker nicht abgesondert, werden von ihrem abgerundeten freien Ende gegen ihre Ansatzstelle an den Basalhöcker gesammelt; Tannenwald in der Umgebung von Nitau, auf Rinde; die erstere Art in zwei Exemplaren, letztere in drei Exemplaren.

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. VI. S. 6. Fig. 14.

<sup>2</sup> Bekanntlich werden die Arten dieser von AXELSON aufgestellten Gattung *Xenyllodes* [*Xenyllodes lamellifer* Axelson, *Xenyllodes* (?) *armatus* Axelson und *Odontella* (= *Xenyllodes*) *suecica* Ågren] von C. BÖRNER (s. Literaturverz. Nr. X, S. 164) und ÅGREN (s. Literaturverz. Nr. XLII. S. 128) mit *Odontella loricata* Schäffer (s. Literaturverz. Nr. XXV. S. 9) zu einer Gattung vereinigt. Ob diese Vereinigung auch wirklich genügenden Grund hat, kann noch für sehr fraglich gelten. Sind nämlich die Diagnose und die Abbildungen von SCHÄFFER richtig, so kann zurzeit *Xenyllodes* mit *Odontella* jedenfalls nicht vereinigt werden: *Xenyllodes* hat (das geben in ihren Diagnosen weder ÅGREN noch AXELSON an) gelappte Höcker, während *Odontella* Höcker von kreisförmigem Umrisse hat (s. Literaturverz. Nr. XXV, Fig. 11 und Diagnose dazu); *Xenyllodes* hat breit kegelförmige Antennen, die Antennen von *Odontella* sind cylindrisch; *Xenyllodes* hat ein Paar Dornen am Hinterleibsende, welcher *Odontella* entbehrt (in Anbetracht, einer größeren Anzahl von »zahn- oder dornähnlich vergrößerten« Hautkörnern am Hinterleibsende von *Odontella* ist dem letzteren Unterschiede freilich nicht viel beizumessen); *Odontella* hat Keulenhaare über den ganzen Körper verteilt, deren *Xenyllodes* zu entbehren scheint [wohl notiert AXELSON (s. Literaturverz. Nr. V. S. 3 und 4), daß es bei *Xenyllodes lamellifer* »auf den letzten Abdominalsegmenten . . . bisweilen an der Spitze keulenartig erweiterte Borsten« gibt, bei den von mir gesammelten Exemplaren habe ich jedoch diese keulenartigen Borsten nicht auffinden können]; *Xenyllodes* hat weiterhin einen vierlappigen Postantennalhöcker, während der Basalhöcker von *Odontella* keine peripheren Höcker zu tragen scheint (s. Literaturverz. Nr. XXV, Fig. 11 und Diagnose). Es kann sein, daß *Xenyllodes armatus* Axelson in die Gattung *Odontella* unterzubringen ist, da AXELSON für die Art eine »papillenähnliche Tuberkel« des Postantennalorgans angibt; dann wäre wohl das Paar Analdornen kein Gattungsmerkmal von *Xenyllodes*. Daß *Xenyllodes* und *Odontella* einander nächststehende Gattungen sind, steht wohl außer Zweifel.

immer breiter und berühren sich gegenseitig mit ihren Basen<sup>1</sup>. Der Postantennalhöcker von *Xenyllodes* entspricht folglich seinem Bau nach dem Haupthöcker von *Hypogastrura*, hat aber vom Basalhöcker unabgegrenzte periphere Höcker (das Fehlen einer scharfen Grenze zwischen Basalhöcker und peripheren Höckern kommt auch bei *Hypogastrura*-Arten vor). Die vier peripheren Höcker sind bei *Xenyllodes* einander ungleich entwickelt: der größte Höcker war bei meinen Exemplaren der gegen die Stirnachse gerichtete, der am schwächsten entwickelte, der hintere, gegen den Zwischenraum der zwei vorderen Ommata gerichtete. Die Oberfläche des Postantennalfeldes ist schwach granuliert, diejenige des Höckers vollkommen glatt.

Eine sehr interessante Form des Postantennalorgans, die zu der Postantennalorganform der Entomobryiden hinüberleitet, bietet *Schoettella sensibilis* Schött dar. Der Postantennalhöcker von *Schoettella* ist einfach, kreisförmig und stark abgeflacht; sein Durchmesser ist etwas größer als derjenige von einer vorderen Cornealinse der Seitenaugen (Fig. 33 *hh*); seine Oberfläche ist äußerst fein granuliert. Der Höcker liegt vor dem Zwischenraume der beiden vorderen Ommata. SCHÖTT<sup>2</sup> hält den Höcker irrthümlicherweise für eine Vertiefung, die sich nach vorn zuspitzt, nach hinten abgerundet ist; zuweilen soll sich nach SCHÖTT die Hinterwand einbuechten, dann soll die Vertiefung eine Herzform bekommen<sup>3</sup>. Die Bilder, die SCHÖTT an seinen Präparaten erhalten hat, sind jedoch etwas anders zu deuten: sie stellen nicht den Umriss einer »Vertiefung« — tatsächlich eines Höckers, der das Centrum des Organs einnimmt, dar, sondern den Rand von einem Paar Falten. Die Falten überlagern stellenweise den Rand des Höckers und verlaufen überein-

<sup>1</sup> ÅGREN bezieht ebenfalls die von mir als periphere Höcker gedeuteten Teile auf den Postantennalhöcker, indem er das Postantennalorgan von *Odontella suecica* Ågren als aus »einem einzigen großen Tuberkel mit vier hervorragenden abgerundeten Ecken« bestehend beschreibt. Anders faßt AXELSON (l. cit.) den Bau des Höckers auf, indem er ihn als »papillenähnliche Tuberkel . . . oft mit einer eckigen sternförmigen Chitinleiste umrändert« beschreibt; es ist klar, daß AXELSONS »sternförmige Chitinleiste« dem Umriss der vier peripheren Höcker entspricht, während die »papillenförmige Tuberkel« dem Umriss des Grundtheiles des Basalhöckers entspricht.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIX. S. 12: »L'organe postantennaire, situé près de l'agrégat des ommatidies, manque de tubercules et se compose d'une simple fosse sensorielle, dont les contours s'allongent en pointe dans le haut et s'arrondissent en bas.« Siehe seine Figur 15 auf Taf. II.

<sup>3</sup> L. cit.: »La fosse sensorielle postantennaire a quelquefois la base munie d'une entaille«, Fig. 16, Taf. II. Richtig, als »Tuberkel«, faßt WAHLGREN (s. Literaturverz. Nr. XXXVI. S. 57) das Organ von *Schöttella sensibilis* Schött auf.

stimmend mit den Rändern des Postantennalfeldes von *Hypogastrura*: die den Höcker von der Medianseite begrenzende, stark ausgebildete Falte verläuft schräg nach vorn und seitwärts, sie geht hinten kontinuierlich in die Hinterfalte über (Fig. 33 *rd*), die unmittelbar vor den vorderen Cornealinsen in querere Richtung verläuft; eine zweite kleinere Falte begrenzt den Höcker an der Lateralseite; hinten geht die letztere Falte in die Hinterfalte über, wobei der Übergang in die Hinterfalte verflacht, sattelartig vertieft ist. Vorn verflachen sich die Median- und Lateralfalte und schwinden gänzlich, ohne ineinander überzugehen; folglich öffnet sich der von der Falte ringförmig umgebene Raum mittels des Durchbruchs der Ringfalte schräg nach vorn und seitwärts; der Boden des von der Ringfalte umgebenen Raumes wird fast ausschließlich von der Höckeroberfläche gebildet; am Boden des rinnenförmig gestalteten Durchbruches der Ringfalte sitzt ein gegen den Höcker gerichtetes Schutzhaar. Im Vergleich mit dem Umriss der Höckerbasis tritt der Innenrand der Falte stark vor; was nun SCHÖTT für den Umriss der »fosse sensorielle« hält, ist namentlich der Innenrand der Ringfalte, was aus seiner Beschreibung klar zu sehen ist; was nun die Herzform der »fosse sensorielle« anbelangt, so ist sie wohl durch eine Beuge, Einbuchtung des Hinterrandes entstanden; durch Pressen des Deckglases können auch noch kompliziertere Umrisse der Ringfalte entstehen; oft werden Teile der Ringfalte durch Druck abgetrennt, was, wie mir scheint, als Beweis dafür dient, daß die Chitinschicht des Höckers keinesfalls dünnwandig ist (Fig. 33). Der Kamm der Ringfalte ist ausschließlich granuliert; der äußere Abhang der Falte trägt kleine Höckerchen, die weiterhin durch gemeine Chitinhöcker ersetzt werden. Unter dem Postantennalhöcker scheint es nur eine Zelle zu geben. Aus der Beschreibung ist zu ersehen, daß die Gebilde des Postantennalorgans bei *Schoettella* auf diejenigen von *Hypogastrura* zurückzuführen sind: der einfache Höcker von *Schoettella* entspricht der Lage nach dem Haupthöcker von *Hypogastrura*, die Umrandung des Postantennalfeldes bei *Hypogastrura* ist bei *Schoettella* durch die Ringfalte dargestellt. Anderseits knüpfen die Befunde bei *Schoettella* an diejenigen von Entomobryiden, namentlich der niederen Isotominen an: der Rand des Postantennalfeldes wird durch eine schwach ausgesprochene Falte gebildet, die hinten ununterbrochen ist; vorn öffnet sich jedoch das Feld mittels einer rinnenartigen Öffnung in der Umrandung; wie bei Isotominen ist fernerhin der Postantennalhöcker einfach.

## B. Das Postantennalorgan der Entomobryidae D.T.

Arten *Anurophorus laricis* Nic., *Tetracanthella coerulea* (Haller), *Proisotoma crassicauda* (Tullb.), *Folsomia quadrioculata* (Tullb.) und *F. fimetaria* (L.), *Isotoma viridis* Bourlet.

(Tafel XII, Fig. 34, 35, 36, 37, 38, 39.)

Der Außenbildungen des Postantennalorgans von Isotominen wird in der collembologischen Literatur nur kurz erwähnt. TULLBERG, der Entdecker des Organs bei der genannten Collembolengruppe, beschreibt das Organ als eine halbmondförmige Hautfalte, von einem vorspringenden Hautringe umgeben<sup>1</sup>; auf Grund der Beschreibung ist zu meinen, daß TULLBERG sich die Hautfalte gegen das Körperinnere vorspringend vorstellte. Als Einsenkung — Grube, von einem »Chitinringe« umgeben, wird das Organ auch von den nächstfolgenden Autoren, wie BÖRNER<sup>2</sup>, WILLEM<sup>3</sup> u. a. aufgefaßt; SCHÄFFER<sup>4</sup> seinerseits schreibt den *Isotoma*-Arten nur eine »in sich zurücklaufende, vorspringende Chitinleiste« zu. SCHÖTT<sup>5</sup> und WILLEM<sup>6</sup>, die das Postantennalorgan bei *Tetracanthella* und *Anurophorus* nachgewiesen haben, finden bei den zwei Arten das Organ analog demjenigen von *Isotoma* gebaut; bei *Tetracanthella* soll nach SCHÖTT das Organ aus einem Ringe bestehen, nach WILLEM soll das Organ bei *Anurophorus* durch eine elliptische Grube mit von scharfem Rande eingengter Öffnung dargestellt werden. Ganz anders faßt ABSOLON<sup>7</sup> das Organ von *Anurophorus* und *Isotoma*-Arten auf: das Postantennalorgan von *Anurophorus* soll nach ABSOLON die »Form eines einzigen, ziemlich breit elliptischen Tuberkels (wie bei vielen *Isotoma*-Arten)« haben, — eine Auffassung des Postantennalorgans der

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXII. S. 16 und 45.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. VIII. S. 39.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 92: »Chez *Anurophorus* (V, 9) et *Isotoma* la région sensorielle de l'organe est abritée au fond d'une cupule elliptique à ouverture rétrécie par un rebord tranchant«.

<sup>4</sup> S. Literaturverz. Nr. XXVI. S. 398. Nr. XXIV. S. 156.

<sup>5</sup> S. Literaturverz. Nr. XXX. S. 78: »Mit *Isotoma* hat *Tetracanthella* vor allem das Postantennalorgan gemeinsam.« »Vor den Ocellen liegt das Postantennalorgan, das die Form eines ausgezogenen, etwas zusammengedrückten Ringes hat.«

<sup>6</sup> L. cit. S. 92 und S. 29. Mit SCHÖTT'S Ansicht über die Stellung der Gattung *Tetracanthella* ist WILLEM nicht einverstanden; der Form des Postantennalorgans nach soll *Tetracanthella Achorutes* (= *Hypogastrura*) näher stehen (S. 27); diese Behauptung wird von WILLEM nicht näher begründet.

<sup>7</sup> S. Literaturverz. Nr. II. S. 212.

Isotominen, die späterhin auch von WILLEM<sup>1</sup> angenommen wurde; die Ansicht von der Tuberkelform des Postantennalorgans bei isotominen Collembolen wird auch von WAHLGREN<sup>2</sup> geteilt. Aus dem obigen ist zu ersehen, daß der Bau des Organs bei den Isotominen keinesfalls völlig aufgeklärt ist; aus den kurzen Notizen der letztgenannten Autoren ist nur so viel zu ersehen, daß das Organ höckerförmig ist; was speziell den »vorspringenden Chitinring« anbetrißt, so ist sein Wesen noch unklar; dasselbe gilt auch von der Lage und nächsten Umgebung des Höckers.

Bei *Anurophorus laricis* Nic. begegnet man im Vergleich mit den Poduridae neuen Befunden, die sich auf die Lage und Form des Außenorgans, auf die Lage der Sinneszellen beziehen. Während sich bei Poduriden das Postantennalfeld samt dem Höcker unmittelbar vor der Augengruppe befindet, liegt bei *Anurophorus* das Postantennalfeld mehr nach vorn; diese Verschiebung des Postantennalfeldes nach vorn ist mit der schwächeren Ausbildung der Antennenbasis verbunden. Der Höcker samt dem Felde befindet sich bei *Anurophorus* nicht direkt hinter dem Grunde der Antenne, sondern ist etwas seitwärts verschoben (eine Einleitung dazu ist schon bei *Onychiurus* zu finden); dadurch, sowie wegen der Verschiebung nach vorn bekommt das Postantennalfeld eine Lage fast streng seitwärts von der Antenne. Das Postantennalfeld von *Anurophorus* (Fig. 34 *pa*) besteht aus einer engen Rinne mit parallelen Rändern; die Rinne ist etwas schräg nach vorn und seitwärts, der Kopfachse fast parallel, gerichtet. Am Vorderende ist die Rinne offen, hinten gehen ihre Ränder kontinuierlich ineinander über; hier unmittelbar vor dem hinteren Ende der Rinne liegt auch der in der Richtung der Rinne in die Länge gezogene Höcker. Der Höcker ist ungefähr dreimal so lang wie breit; in der Mitte seiner Länge ist er etwas eingeschnürt; seine Oberfläche ist kaum merklich punktiert. Die Oberfläche des Postantennalfeldes trägt dieselbe Skulptur wie die übrige Chitinoberfläche, d. h. sie ist fein netzartig verdickt und hat deswegen ein wabenartiges Aussehen; da, wo die Verdickungen zusammenstoßen, bildet sich ein Knötchen, von dem sich eine kleine Spitze erhebt; diese Spitzen rufen die augenfällige Granulierung der Chitinoberfläche hervor. Neben dem Lateralrande der Rinne außerhalb ihrer sitzen zwei Haare, das eine der Mitte des Höckers gegenüber, das andre an seinem vorderen Ende; diese Haare dienen wohl als Schutzhaare.

Der äußere Bau des Organs von *Tetracanthella* ähnelt sehr

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XL. S. 22.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXVI. S. 57.

demjenigen von *Anurophorus*. Im Vergleiche mit *Anurophorus* stellt es noch einen Schritt weiter dar: die Postantennalrinne mit dem Höcker ist noch weiter nach vorn gerückt und liegt nun seitwärts vom Grunde der Antenne; samt dem Postantennalorgane sind auch die Seitenaugen nach vorn gerückt und haben sich dem Antennengrunde genähert. Die Rinne ist noch länger als bei *Anurophorus*, sowie auch der Höcker noch mehr wie bei *Anurophorus* in die Länge gezogen ist. Der Mitte des Höckers zu findet man auch hier wieder eine schwache Einschnürung<sup>1</sup>. Die Oberfläche des Höckers scheint vollkommen glatt zu sein, während der Boden der Rinne, der groben Granulierung der übrigen Chitinoberfläche entgegen, fein punktiert ist. In Übereinstimmung mit den Befunden bei *Anurophorus* ist der Postantennalhöcker von *Tetracanthella* an seinem Grunde nur schwach von der übrigen Oberfläche abgegrenzt. Neues bietet uns im Vergleich mit den Poduriden auch die Lage der Sinneszellen: sie liegen bei *Anurophorus* nicht mehr in der Antennenbasis; mit der Verlagerung des Postantennalfeldes nach vorn und seitwärts wird auch der Vorderrand des Postantennalfeldes, der bei Poduriden gleichzeitig als Hinterrand der Antennenbasis diente, nach der Außenseite der Antenne versetzt und ändert seine bei Poduriden schräge Richtung in eine andre der Kopfachse fast parallele; der Vorderrand des Postantennalfeldes bei Poduriden bildet somit bei *Anurophorus* den Innenrand der seitwärts von der Antenne gelegenen Postantennalrinne, und es kommt bei *Anurophorus* eine scharfe laterale Abgrenzung der Antennenbasis zustande, die den Poduriden fehlte; statt dessen ist bei den Isotominen die Hintergrenze der Antennenbasis nicht mehr gut zu verfolgen. Mit dem Schwinden der Hintergrenze der Antennenbasis ist den Sinneszellen die Verlagerung aus dem Bereiche der Antennenbasis nach hinten erleichtert: die Zellen erlangen eine Lage medianwärts von dem Postantennalhöcker am Hinterende der Postantennalrinne (Fig. 34 *szh*). Der Sinneszellenhaufen ist abgerundet und besteht aus fünf bis sechs birnförmigen Zellen. Alle Zellen scheinen mittels gesondert verlaufender Nervenfasern mit dem Gehirn zusammenzuhängen; die Abgangsstellen der Fasern sind längs dem Seitenrande des Protocerebrons zerstreut: die hinterste Nervenfasern geht fast unmittelbar vor dem Grunde des Schlappens ab, die vorderste neben der Hintergrenze des Deutocerebrallappens; die Abgangsstellen der Fasern sind der Unterseite (Rückseite) des Gehirns genähert.

*Proisotoma crassicauda* (Tullb.) ist in betreff der Außenbildungen

<sup>1</sup> Von einer Einschnürung des Organs bei *Tetracanthella* spricht auch CARL (s. Literaturverz. Nr. XI. S. 255).

des Postantennalorgans ein Zwischenglied von *Anurophorus* und andern Isotominenarten, die für höhere Formen gehalten werden. Die Seitenaugen sind bei *Proisotoma crassicauda* dem Postantennalorgan und der Antennenbasis mehr genähert als es bei *Anurophorus* der Fall war; diesbezüglich schließt sich *Proisotoma crassicauda* den höheren Isotominen an. Die Antennenbasis ist bei *Proisotoma* auch schwächer als bei *Anurophorus* entwickelt, doch bedeutender wie bei den übrigen Isotominen; die Antennenbasis ist lateral scharf abgegrenzt, während ihre hintere Grenze schwach angedeutet ist; seitwärts von der Antennenbasis befindet sich wie bei *Anurophorus* eine tiefe Rinne — die Postantennalrinne, die vorn offen, hinten geschlossen ist; ein bogenförmiger Ausschnitt am mittleren Teile des Außenrandes der Rinne dient wohl dazu, den Bewegungen des basalen Teiles der Antenne mehr Freiheit zu gestatten. Am hinteren geschlossenen Ende der Rinne, ganz in der Ecke, sitzt der ovale, etwas kürzere als bei *Anurophorus* Postantennalhöcker; von der übrigen Oberfläche der Rinne ist er nur schwach abgegrenzt. Eine Einschnürung der Mitte des Höckers findet sich hier nicht vor; statt dessen gibt es bei *Proisotoma* ein dünnes Leistchen, das den Höcker quer in zwei ziemlich gleiche Hälften schneidet.

*Proisotoma* schließt sich in bezug auf das Postantennalorgan *Anurophorus* an, *Folsomia* steht dagegen *Tetracanthella* näher: der Postantennalhöcker von *Folsomia quadrioculata* (Tullb.) ist nämlich sehr in die Länge gezogen und umgibt die breitkegelförmige Antennenbasis bogenartig von der Außenseite; er setzt sich scharf vom Boden der ziemlich flachen Postantennalrinne ab: es ist nämlich der Basalteil des Höckers ziemlich stark eingeschnürt. Das Hinterende des Höckers ist dem geschlossenen Ende der Rinne genähert und liegt dem vorderen Omma nahe. Im Gegensatz zu der schwach granulierten Oberfläche des gemeinen Chitins ist die Oberfläche des Höckers vollkommen glatt. In der Mitte seiner Länge ist der Höcker eingeschnürt, eine Eigentümlichkeit, welche *Tetracanthella* und *Anurophorus* mit *Folsomia* teilen. Da der Postantennalhöcker von *F. quadrioculata* über die Ränder der Postantennalrinne hinausragt, sitzt ihm zum Schutze am Außenrande der Rinne eine Reihe von Schutzhaaren, die sich über die Rinne erheben. Außer der basalen Einschnürung gibt es am Postantennalhöcker von *F. quadrioculata* noch eine Eigentümlichkeit, die *Anurophorus* und *Tetracanthella* mit der Art nicht teilen — nämlich der »Chitinring« oder »Chitinleiste«; dieses letztere Gebilde steht in engen Beziehungen zur basalen Einschnürung: der »Chitinring« ist nur die verdickte Chitinschicht der basalen Einschnürung, jedoch als verdickt

kann die Chitinschicht der Einschnürung nur im Vergleich mit derjenigen des Daches des Höckers gelten; sie bildet den Übergang vom gemeinen dickwandigen Chitin zur dünnen Chitinschicht des Daches des Höckers; diese dickwandigere, von der Chitinschicht der basalen Einschnürung gebildete, gegen die Öffnung in das Innere des Höckers vorspringende Falte (Fig. 35 *fl*) dient wohl dazu, den Umriß der Basis des Organs zu fixieren; da der Postantennalhöcker von *F. quadrioculata* stark in die Länge gezogen ist, besteht auch die von der dickeren Chitinschicht gebildete Umrahmung der Basalöffnung aus zwei bogenförmigen Leisten, die an den Enden des Höckers ineinander übergehen. Die der Antenne nähere Leiste ist etwas geknickt, wobei die Beuge mit der queren Einschnürung des Höckers zusammenfällt, also in der Mitte der Länge des Höckers sich befindet; durch die Beuge der Leiste wird eine Zweiteilung der Basalöffnung angedeutet<sup>1</sup>. Das Postantennalorgan von *Folsomia sexoculata* (Tullb.) und *F. fimetaria* (L.) ist demjenigen von *F. quadrioculata* ganz ähnlich gebaut. Bei *Vertagopus denticulatus* (Schäffer) gibt es keine Umrahmung des länglich ovalen Postantennalhöckers; hier findet man aber eine andre Vorrichtung, welche die dünne Membran des Höckers in gespanntem Zustande hält: zwei der Längsachse des Organs quergelagerte Bälkchen — Innenleistchen des Daches des Höckers — erstrecken sich von einem Rande des Organs zum gegenüberliegenden; diese Leistchen erweisen sich als innere Verdickungen der Chitinschicht des Daches; eine solche Leistchenbildung war, wie wir gesehen haben, schon bei *Proisotoma crassicauda* eingeleitet.

Die bei den betrachteten Isotominen erworbenen Eigentümlichkeiten finden sich weiterentwickelt bei *Isotoma viridis* Bourlet: die Antennenbasis ist bei der Art sehr schwach entwickelt, ihre Grenze undeutlich; die Seitenaugen sind ganz nahe der Hintergrenze der Antennenbasis gerückt, von der oberen vorderen Cornealinse ist die Antennenbasis durch einen engen Streifen geschieden, der nur halb so breit ist wie die Cornealinse; der Postantennalhöcker liegt vor dem unteren vorderen Omma, dem Seitenrande der Antennenbasis ebenso nahe wie dem Omma. Der Höcker ist fast kreisrund (Fig. 36 und 37); es kann

<sup>1</sup> Eine vorgeschrittene quere Einschnürung des Höckers, begleitet von einer ausgesprochenen Einengung der Basalöffnung, die durch eine Beuge beider Leisten in der Mitte des Höckers hervorgerufen wird, führt zur Bildung des zweiteiligen Postantennalhöckers; ein solcher Doppelhöcker ist beispielsweise von WAHLGREN bei *Isotoma bituberculata* Wahlgren (s. Literaturverz. Nr. XXXVI. S. 5. Fig. 5) beschrieben.

jedoch eine nur wenig längere Längsachse von einer Querachse unterschieden werden; die Richtung der Längsachse des Höckers stimmt mit derjenigen der übrigen Isotominen überein. Der Durchmesser des Organs ist dem Halbmesser einer Cornealinse fast gleich. Die Lage des Organs ist eine oberflächliche, keine vertiefte: eine Postantennalrinne ist nicht mehr nachzuweisen, da der Außenrand fehlt, sich nämlich ausgeglättet hat. Die Wölbung der Oberfläche des Postantennalhöckers ist nicht gleichmäßig, sein mittlerer Teil baucht sich vor und der Höcker hat in seiner Gesamtheit das Aussehen einer *Arcella*-Schale (Fig. 38a, hh). Das Dach des Höckers besteht aus einer sehr dünnen Chitinschicht und sitzt auf einem halsartig eingeschnürten Basalteile; die dicke Chitinlage des gemeinen Chitins biegt sich am halsartigen Abschnitte des Höckers nach außen um und verläuft immer dünner werdend gegen den Rand des Daches (Fig. 38b, ch); noch ehe dieser Teil dem Rande des Daches sich anschließt, erlangt seine Chitinlage die Feinheit des Chitins des Daches. Aus queren senkrechten Schnitten durch den Postantennalhöcker von *Folsomia fimetaria* (L.) (Fig. 35) ist zu ersehen, daß die Chitinlage des Höckers dieser letzteren Art ganz ähnlich derjenigen von *Isotoma viridis* beschaffen ist. Aus den queren Schnitten wird uns auch das Wesen des »Chitinringes« klar, sowie der Umstand, daß der Außenrand des Ringes nicht so scharf hervortritt wie der Innenrand: sieht man den Höcker von außen an, so trifft (Fig. 39) das Auge die doppelte Schicht des Chitins der halsartig eingeschnürten Höckerbasis; diese doppelte Chitinschicht bildet nun den »Chitinring«, der sich durch eine stärkere Lichtbrechung der umgebenden Chitinlage gegenüber unterscheidet; da gegen die Peripherie des Höckers die obere Chitinschicht (Fig. 38b, ch) sich allmählich verfeinert, so ist der Außenrand des »Chitinringes« im Gegensatz zum Innenrande, d. h. dem Rande der Basalöffnung, nicht scharf zu unterscheiden. Besieht man weiterhin das Organ von oben, so fällt der Umstand auf, daß in der Mehrzahl der Fälle das Organ gegen seine Mitte der Quere nach gestrichen ist (Fig. 36, 37 ql); in einigen Fällen tritt dieser quere Strich sehr scharf vor; in Ausnahmefällen gesellt sich ihm noch ein anderer bei; eine nähere Untersuchung führt zu dem Schlusse, daß der Streifen eine mehr oder minder entwickelte, zum Dache des Höckers senkrechte, innere Scheidewand darstellt, die sich als ein Auswuchs der Chitinschicht in den Innenraum des Höckers erweist; diese Scheidewand ist als aus dem queren Leisten bei *Proisotoma crassicauda* und *Vertagopus denticulatus* entwickelt aufzufassen und hat wohl dieselbe Bestimmung wie das letztere. Bei *Isotoma viridis* sind folglich

beide Vorrichtungen, welche die Fixierung der Form des Organs befördern, entwickelt, einerseits der »Chitinring«, andererseits die Querscheiden, die wohl als Festigungsbalken funktionieren.

Unter dem Postantennalhöcker von *Isotoma viridis* findet man eine Hypodermzelle; die Zelle sendet in das Innere des Höckers einen Ausläufer, der den ganzen Innenraum ausfüllt (Fig. 38*b*, *hdz*); der äußerste Saum des Ausläufers färbt sich sehr schwach; der Zellkern liegt im Basalteile der Zelle. Es muß hier noch auf eine Eigentümlichkeit im Bau des Höckers bei *Isotoma viridis* aufmerksam gemacht werden, welche wegen ihres seltenen Vorkommens und ihrer Beziehung zum Bau des Höckers von *Folsomia* vielleicht als atavistische Erscheinung zu deuten ist: der »Chitinring« bildet bei *Isotoma viridis* zuweilen zwei sich gegenüberliegende, gegen das Lumen des Höckers vorspringende Spitzen (Fig. 37 *zk*), die analog den Befunden bei *Folsomia* den Eingang in das Innere des Höckers in zwei Abschnitte teilen.

Die Sinneszellen bilden bei *Isotoma viridis* einen keulenförmigen Haufen (Fig. 38*a*, *szh*), dessen Längsachse schräg nach vorn und seitwärts annähernd unter 45° zur Hauptachse des Kopfes verläuft. Die Längsachse des Haufens ist jedoch keine Gerade, sondern eine schwache Kurve, deren proximaler, hinterer Teil gegen die Hauptachse des Kopfes gerichtet ist, während der distale aufgeblähte Teil der Hauptachse fast parallel ist. Am distalen Ende ist der Zellenhaufen abgestutzt; diese abgestutzte Fläche trägt in der Mitte einen höckerförmigen Vorsprung (Fig. 38*a*, *eh*), mittels dessen sich der Zellenhaufen an das Hypoderm hinter der Antennenbasis und vor den Seitenaugen anheftet. Die Anheftungsstelle liegt ganz in der Nähe des Postantennalhöckers: das äußerste Ende des Haufens grenzt an den Innenrand des Höckers, oder befindet sich sogar unter dem letzteren. Der höckerförmige Vorsprung des Sinneszellenhaufens kommt niemals mit dem Außenchitin in Berührung, von der Chitinlage wird er stets durch die Hypodermis (Fig. 38*a*, *hd*, vgl. auch Fig. 34 *hd*) geschieden; die Hypodermis ist an der Anheftungsstelle des Sinneszellenhaufens wohl sehr dünn, doch ist die Isolation der Sinneszellen vom Chitin durch die Hypodermis stets recht gut zu sehen. Durch eine schwache Einschnürung ist in der Regel der Sinneszellenhaufen in einen proximalen und einen distalen aufgeblähten Abschnitt geteilt (Fig. 38*a*, *dt*); gegen das Innenende verjüngt sich der Haufen ganz allmählich. Der Haufen besteht aus sieben bis acht birnförmigen Zellen, von denen eine bis zwei seinen proximalen Teil bilden, während die übrigen dem distalen Teil angehören. Die Längsachse des Haufens ist dreimal größer als die Breite seiner distalen

Hälfte; er ist nicht massiv: durch das Auseinandertreten der Sinneszellen hat sich eine allseitig geschlossene Axialhöhle gebildet; die Bedeutung dieser Einrichtung kann wohl in der Oberflächenvergrößerung bestehen. Der distale breitere Teil des Sinneszellenhaufens liegt vor den Seitenaugen, während der schmälere proximale Teil sich an die Medianfläche des vorderen oberen Omma anlegt. Dem Hinterrande des Sinneszellenhaufens entlang, seiner Oberfläche anliegend, verläuft der Vorderast des »vorderen äußeren dorsalen« Tentoriumarmes; der Ast heftet sich mittels seines fächerförmigen Endes an das Außenchitium vor dem vorderen oberen Omma. In die Nähe des proximalen Endes des Sinneszellenhaufens angelangt, biegt der Ast um und verläuft fast streng in querer Richtung zur Kopfachse medianwärts; oberhalb des proximalen Teiles des Sinneszellenhaufens verlaufend, schneidet er die Achse des letzteren unter einem sehr spitzen Winkel. Das Innenende des Sinneszellenhaufens verjüngt sich in ein Bündel von Nervenfasern, die hinter dem Aste des Tentoriumarmes ihm entlang verlaufen und auf der Unterfläche der Seitenanhäufung von Ganglienzellen in der Lateralrinne des Gehirns in das letztere eindringen. Ganz übereinstimmend mit den Befunden bei *Onychiurus* bilden auch hier die Nervenfasern ein loses Bündel, von keiner gemeinsamen Membran umgeben. Der innere Bau der Sinneszellen ist der für diese Zellen eigentümliche: ein rundlicher Kern, der in einem Faserknäuel eingebettet ist, liegt in der Mitte der Zelle; von dem Faserknäuel gehen sich baumartig verzweigende radiale Fasern ab, deren Verzweigungen ein Netz vorspiegeln, tatsächlich jedoch nicht zu anastomosieren scheinen; an der Peripherie der Zelle bildet das sonst sehr grobmaschige »Netz« einen sehr engmaschigen Saum von Endverzweigungen, die zu einer äußerst dünnen, wie es scheint, ununterbrochenen Grenzsicht zusammenfließen. Die gegen die Mitte der Zelle sehr groben Maschen des »Netzes« sind von einer feinkörnigen Masse erfüllt, die ganz gleichmäßig verteilt ist; bei mangelhaft konserviertem Materiale (Fig. 35 *szh*) entstehen auf Kosten dieser feinkörnigen Zwischensubstanz auch wieder die rundlichen, Concretionen vorspiegelnden Klumpen, die oft die ganze Zelle auszufüllen scheinen.

Die Wechselbeziehungen zwischen den Sinneszellen und den Außenbildungen des Postantennalorgans in allen beschriebenen Fällen schließen fast jeden Zweifel über die Zusammengehörigkeit der beiden Gebilde aus. Das Postantennalorgan als Außengebilde findet sich nur bei Poduriden und Isotominen vor; die »höheren« Entomobryiden und Sminthuriden entbehren der Außenbildungen; man kann jedoch dessen nicht gewiß sein, daß mit den Außenbildungen auch die

Sinneszellen zugrunde gehen; im Gegenteil ist es zu erwarten, daß die Sinneszellen auch nach ihrem Verlust fortbestehen; dafür spricht nämlich die Tatsache, daß der starken Veränderlichkeit der Außenbildungen gegenüber die Sinneszellen sich ziemlich konservativ verhalten: normal sind es vier bis sechs Zellen, die einen kompakten Haufen bilden, welcher mit der Seitenpartie des Protocerebrons in Verbindung steht; außerdem gab ja schon *Podura aquatica* L. ein Beispiel des Bestehens bei den Poduriden der Sinneszellen trotz des Verlustes der Außenbildungen. Sind nun die letzteren geschwunden, so wäre es zu erwarten, daß auch die Sinneszellen in gewissen Fällen, wo sie überhaupt noch bestehen, Umbildungen erfahren, die dem Ausgleiche der Nachteile, die der Verlust der Außenbildungen zur Folge hat, dienen sollten; ein solcher Ausgleich könnte sich vor allem in einer Vergrößerung der Anzahl der Sinneszellen offenbaren. Weiterhin könnten auch, nachdem durch den Schwund des Höckers die Sinneszellen an keinen bestimmten Ort mehr gebunden werden, gewisse Verlagerungen der Sinneszellen vorkommen. Sollte sich dieses und jenes tatsächlich ereignen, so könnte das nur der Bestätigung der Zusammengehörigkeit der Außenbildungen und Sinneszellen dienen.

Arten *Heteromurus nitidus* (Templ.), *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin), *Calistella superba* Reuter, *Orchesella flavescens* (Bourlet), *Tomocerus vulgaris* (Tullb.).

(Tafel XII, Fig. 40, 41, 42, 43, 44, 45.)

Außenbildungen des Postantennalorgans fehlen bei *Heteromurus*; das Organ besteht aus einem kurzen kegelförmigen Sinneszellenhaufen; das freie abgestumpfte Ende des Haufens liegt vor dem Omma; die Achse des Organs ist gegen die Anhäufung von Ganglienzellen in der Lateralrinne des Gehirns gerichtet.

Bei *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin) ist der Sinneszellenhaufen eiförmig fast kugelförmig und besteht aus nur drei Zellen. Da der Seitenaugenfleck an den Hinterrand der Antennenbasis grenzt, werden die Sinneszellen zur Seite gedrängt und berühren das Integument unterhalb des unteren vorderen Omma; auch hier scheinen die Sinneszellen die normale Verbindung mit dem Gehirn einzugehen.

Das Postantennalorgan von *Calistella superba* Reuter erinnert vielfach an dasjenige von *Isotoma viridis*; bei der ersteren Art liegt das distale Ende des Sinneszellenhaufens auch zwischen Augenfleck und Antennenbasis; der aus acht Zellen bestehende Haufen ist hier noch stärker als bei *Isotoma viridis* in die Länge gezogen; er verjüngt sich

vom distalen zum proximalen Ende viel allmählicher und regelmäßiger als bei der letzteren Art. Die die Spitze des Sinneszellenhaufens verlassenden Nervenfasern begleiten den vorüberziehenden Ast des Tentoriumarmes. Die Achse des Sinneszellenhaufens bildet mit der Hauptachse des Kopfes einen spitzeren Winkel als bei *Isotoma*, annähernd einen Winkel von  $30^\circ$ .

Die Abänderungen, denen das Postantennalorgan der höheren Entomobryiden anheimfällt, scheinen indirekt von einer Umbildung, nämlich einer Erweiterung der Kopfkapsel, abzuhängen. Einen direkten Einfluß übt die transversale Erweiterung der Kopfkapsel auf die Form des Gehirns aus: während die Form des Gehirns bei Poduriden und *Anurophorus* ungefähr die eines Rechtecks ist, wird sie mit der Erweiterung der Kopfkapsel bei *Isotoma*, *Orchesella* und *Tomocerus* eine ausgeprägt trapezoide; die Änderung des Umrisses des Gehirns hängt von der Größenzunahme der Sehlappen, die stark seitwärts vorragen, ab; dieses seitliche Vorragen der Sehlappen in Form von Hörnern ist besonders bei *Orchesella* und noch mehr bei *Tomocerus* ausgeprägt; gerade diese beiden Gattungen bieten die bedeutendsten Abänderungen des Postantennalorgans. Das äußerste Stadium dieser Abänderungen, die sich auf die Richtung und Länge des Sinneszellenhaufens und die Verlagerung des Ursprunges der Nervenfasern am Gehirne beziehen, bietet *Tomocerus*, während *Orchesella* eine Zwischenstufe von *Tomocerus* und andern oben betrachteten Collembolen bildet.

Das Postantennalorgan von *Orchesella* besteht aus sieben Sinneszellen, die sich zu einem länglichen cylinderförmigen, an den Enden abgerundeten Haufen verbinden; in bezug auf seine längliche Form ähnelt das Organ demjenigen von *Calistella*. In der Mitte seiner Länge treibt der Sinneszellenstrang seitwärts einen schwach ausgesprochenen Buckel; dieser Buckel befindet sich unmittelbar vor dem vorderen oberen Omma. Das Vorderende des Sinneszellenstranges liegt am Rande der Antennenbasis vor dem Zwischenraume der beiden vorderen Ommata; das Hinterende des Stranges liegt nach innen von dem vorderen oberen Omma. Die Achse des Sinneszellenstranges schneidet die Hauptachse des Kopfes unter einem noch spitzeren Winkel als bei *Calistella*. Das Hinterende des Stranges deutet auf den in der Nähe liegenden Sehlappen, nämlich auf sein äußeres Marklager («masse médullaire externe» VIALLANES)<sup>1</sup>. Von der Seitenfläche des nach unten gebogenen Sehlappenendes gehen die Nervenbündel der Retina ab; die Anzahl der

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIV. S. 18.

Bündel entspricht derjenigen der Ommata. Am Vorderrande des Schlappens, unmittelbar vor dem äußeren Marklager und lateralwärts von dem Protocerebrallappen fällt eine bedeutende Anhäufung von Ganglienzellen auf; diese Anhäufung geht, ohne schwächer oder umfassender zu werden, in die seitwärts von dem Laterallappen (»lobe latéral« VIALLANES) liegende Ganglienzellenanhäufung über. Zwischen dem Hinterende des Sinneszellenstranges und dem Protocerebrallappen zieht in schräger Richtung nach vorn und seitwärts, ganz allmählich nach oben steigend, der Vorderast des »äußeren vorderen dorsalen Tentoriumarmes«, der sich gleich am Hinterende des Sinneszellenstranges in die beiden Endzweige spaltet; die beiden Endzweige ziehen zum Vorderrande des Seitenaugenfleckes, wo sie sich in der Umgebung des vorderen oberen Omma an das Außenechitin ansetzen; ihre Ansatzstellen liegen jedoch nicht in unmittelbarer Nähe voneinander, was nämlich in allen oben betrachteten Fällen stattfand. Wie in allen betrachteten Fällen wird auch bei *Orchesella* der Vorderast des Tentoriumarmes seitens des Nervenfaserbündels, der vom Sinneszellenhaufen nach dem Gehirn verläuft, umgangen; als Ursprung des Nervenfaserbündels am Sinneszellenstrange dient ein Zipfel am Hinterende des letzteren; der Zipfel liegt gleich an der Bifurcationsstelle des Vorderastes des Tentoriumarmes; da der Verlauf des letzteren wegen der Breite der Kopfkapsel ein fast wagerechter ist, so umgeht ihn das Nervenfaserbündel nicht lateral, sondern von unten; das getan, verläuft das Nervenfaserbündel zur Ganglienzellenanhäufung am Vorderrande des Schlappens.

Viel komplizierter ist der Sinneszellenhaufen bei *Tomocerus*-Arten gestaltet. Der Haufen ist zu einem bandartigen Strange ausgebildet, dessen vorderes und hinteres Ende verjüngt sind (Fig. 41 *szh*, Fig. 42 *szh*, Fig. 43). Von oben, d. h. von der Stirnseite aus, besehen, stellt sich bei *Tomocerus vulgaris* (Tullb.) der Zellenstrang als ein Bogen dar (Fig. 41 *szh*), dessen Konvexität der Hauptachse des Kopfes zugekehrt ist. Hinten endet das Organ mit einer sehr dünnen, stark in die Länge gezogenen Zelle (*fz*), deren freies Ende eine knopfartige Anschwellung bildet; diese faserförmige Endzelle liegt zwischen Muskelzügen; in der nächsten Umgebung der Zelle, lateralwärts von ihr, liegt das hintere Gelenk (*mg*) der Mandibel und die Speicheldrüse; die faserförmige Endzelle scheint als Aufhängevorrichtung des Zellenbandes zu dienen. Gegen die Mitte seiner Länge bildet der Bogen einen medianwärts gerichteten, sanften, buckelartigen Vorsprung (Fig. 41 und 42 *bk*; vgl. Fig. 43 *bk*). Vorn endet das Organ mit einer Zelle, deren freies Ende abgerundet ist (Fig. 41 *vz*); diese Zelle steht, wie auch die zwei bis drei nächst-

folgenden, mit der Vorderzelle verbundenen (Fig. 41, 42), lateralwärts von der Antennenbasis (Fig. 42 und 41 *anb*) mit dem Hypoderm (*hd*) des Integumentes in Berührung; die Vorderzelle liegt dem Vorderrande der Seitenaugen zur Seite. Nicht nur diese vorderen Zellen, sondern auch der größte Teil der Vorderhälfte des Zellenbandes ist von dem Seitenauge überlagert; an Zupfpräparaten bleibt oft die Retinapigmentschicht an den Sinneszellen teilweise hängen (Fig. 41 *rp*). Nur die beiden Enden des Sinneszellenbandes sind jedes von einer Zelle gebildet, der ganze zwischen den beiden Endzellen liegende Abschnitt besteht aus zwei, in der Mitte sogar drei Reihen von Zellen; demzufolge ist die Mitte des Bandes am breitesten (Fig. 42); eine streng reihenweise Anordnung der Sinneszellen gibt es freilich nicht. Besieht man das Zellenband von oben, so bekommt man es in schräger Lage zu sehen (Fig. 41); besieht man das Organ in schräger Richtung von oben und innen (Fig. 42) so überzeugt man sich von der flächenartigen Ausbreitung des Organs, das sich in der Mitte am breitesten, an den Enden verjüngt erweist. Das Organ ist nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in der Querrichtung gekrümmt: es ist nämlich der Unterrand des mittleren Teiles des Zellenbandes gleich am Vorsprunge medianwärts etwas abgebogen (Fig. 42; vgl. auch Fig. 43 *ur*); demzufolge bildet der mittlere Teil des Organs eine medianwärts gekehrte Rinne; in der vorderen Hälfte dieser Rinne, gleich vor dem buckelartigen Vorsprunge, liegt das äußerste Ende des Schlappens des Gehirns; dieses Detail ist besonders gut auf Querschnitten, die durch den Bereich des Schlappens geführt sind, zu sehen. Daß das äußerste Ende des Schlappens gleich vor dem buckelartigen Vorsprunge des Zellenbandes liegt, ist aus den beiden Frontalschnitten, Fig. 40 und 41, zu ersehen; auf der Fig. 40, die einen durch den Bereich des Gehirns geführten Schnitt darstellt, ist der von der Seitenfläche des Schlappens abgehende Nerv (*no*) zu sehen, welcher der Nervenbündelschicht der Retina entspricht; das äußerste Ende des Schlappens ist etwas nach abwärts gekrümmt; dieses gekrümmte Ende des Schlappens liegt in der Rinne des Sinneszellenbandes (Fig. 43). Untersucht man an Zupfpräparaten den unmittelbar vor dem Vorsprunge gelegenen Teil der rinnenförmigen Oberfläche des Sinneszellenbandes, so sieht man da (Fig. 42 \*) oft einen grauen rundlichen Fleck, der sich bei starker Vergrößerung als der oberflächliche Teil des Schlappens mit in das Zellenband ausstrahlenden Nervenfasern erweist; einige von den Fasern sind kurz, und gerade diese treten schärfer vor als die längeren; auf Querschnitten sind die Fasern auch zu sehen. Fig. 43 stellt uns die analogen Befunde bei *Tomocerus*

*longicornis* (Müller) dar: zwischen dem »Schnerv« (*no*), dem vom übrigen Gehirn abgeschnittenen Ende des Schlappens (*lo*) und dem Vorderabschnitte des Sinneszellenhaufens des Postantennalorgans verlaufen die längeren Nervenfasern (*nf*), die die Sinneszellen des Vorderabschnittes mit der hinteren Region des Endteiles des Schlappens verbinden. Das Organ von *Tomocerus* besteht aus mehr wie 20 Sinneszellen. Bei *Tomocerus longicornis* (Müller) ist das Organ noch stärker als bei *Tomocerus vulgaris* entwickelt; bei der ersteren Art ist es breiter, mehr plattenartig gestaltet. In topographischer Beziehung zu dem Sinneszellenbande steht auch hier wieder der von HOFFMANN als »äußerer vorderer dorsaler Tentoriumarm«<sup>1</sup> bezeichnete Strang; die nachstehend beschriebenen Teile des Tentoriumarmes entsprechen in ihrer Gesamtheit wahrscheinlich dem vorderen Aste des Tentoriumastes anderer Collembolen. An die vordere Hälfte des Sinneszellenbandes angelangt, teilt sich dieser Ast in zwei Züge, von denen der vordere feinere sich nochmals gabelförmig verzweigt, um vor dem Vorderende des Zellenbandes sich an das Außenchitin mittels verbreiterter Enden anzuheften; der hintere Zug kreuzt das Band, indem er über ihm hinwegläuft, um sich mittels seines breiten fächerförmigen Endes vorn an die Retinapigmentschicht und an das Außenchitin unmittelbar am Vorderrande der Seitenaugen anzuheften. Der innere Bau der Sinneszellen ist der für die Zellen eigentümliche: gegen die Mitte der Zelle liegt ein rundlicher Kern, der vom Fasergeflecht umgeben ist (Fig. 44); von der Peripherie des Geflechtes gehen sich baumartig verzweigende Faserzüge ab, die gegen die Oberfläche der Zelle verlaufen, ohne, wie es scheint, zu anastomosieren; die Zwischensubstanz besteht im Falle gelungener Fixierung aus einer sehr feinkörnigen, gleichmäßig verteilten, sich schwach färbenden Substanz; bei mangelhafter Konservierung besteht die Zwischensubstanz aus gewöhnlich kugelförmigen Einschlüssen von verschiedener Größe, die sich stärker färben. Der Bau der Zellen kann durch übliche Konservierungs- und Färbemethoden deutlich gemacht werden; sehr deutliche Bilder der baumartigen Faserverästelungen (Fig. 44) werden durch die Versilberungsmethode nach RAMÓN Y CAJAL erzielt<sup>2</sup>.

Einige Notizen von den Sinneszellen des Postantennalorgans bei *Tomocerus plumbeus* L. [*Tomocerus longicornis* (Müller)] gibt uns HOFFMANN (s. Literaturverz. Nr. XVI, S. 678—681); der Beschreibung fügt

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XV, S. 654, 656.

<sup>2</sup> Nähere Anweisungen über die Versilberungsmethode habe ich seitens des Herrn Assistenten des histologischen Instituts Herrn P. KIWKURZEW erhalten, wofür ich ihm meinen verbindlichsten Dank ausdrücke.

er zwei schematische Abbildungen bei, von denen die eine (Taf. XXXIX, Fig. 23) die Lage des Sinneszellenhaufens am Gehirn veranschaulicht, die andre (Taf. XL, Fig. 37) den Bau der Zellen darstellt. Da HOFFMANN offenbar sich eines ausschließlich ungenügend konservierten Materials bedient hatte, hielt er die kugelförmigen Klumpen in den Zellen für vollkommen normale Gebilde. Auf Grund des Vorkommens dieser »Concremente« hält HOFFMANN die Sinneszellen für »Harnzellen« und nennt das Organ »Kopfnieren«. Sonderbar, daß HOFFMANN seinen Irrtum nicht selber erkannt und sich den kugelförmigen Einschlüssen so leicht anvertraut hat, sagt er ja selber von dem Inhalt der Zellen: »Das Plasma« (HOFFMANN'S Plasma entspricht meinem Fasersystem) »zeigt eine wabenförmige Struktur und scheint von zarter Natur zu sein, da es bei mangelhafter Konservierung früher als andre Gewebsbestandteile der Zerstörung unterliegt«; die leichte Zerstörbarkeit des Fasersystems mahnt ja daran, auch die »Concremente« etwas kritischer zu beurteilen; daß die kugelförmigen Einschlüsse in bezug auf ihre Form und stärkeres Lichtbrechungsvermögen Kunstprodukte der Konservierung sind, ist aus dem hellen Hofe, der die Gebilde umgibt, klar zu sehen: dieser Hof, ein Spalt zwischen dem Gebilde und dem übrigen Inhalte der Zelle, beweist das unnormale Zusammenziehen der Zwischensubstanz zu Kugeln; gegen die Harnsäurenatur der »Concremente« zeugt übrigens HOFFMANN selber, HOFFMANN teilt nämlich mit, daß er die nötigen Vorsichtsmaßregeln, um die Einschlüsse zu bewahren, nicht angewandt hat und »trotzdem erhielten sich ziemlich häufig einzelne Reste dieser Concremente«; ich meinerseits kann beifügen, daß Wasser die kugelförmigen Einschlüsse überhaupt nicht auflöst: die Präparate, denen meine Fig. 3, 6, 15, 16, 17, 34 entnommen sind, sind mit Wasser und Wasserfarben behandelt worden, und dessenungeachtet sind die kugelförmigen Einschlüsse unaufgelöst geblieben.

Die genannten kugelförmigen Einschlüsse in den Zellen des Postantennalorgans erinnern vielfach an die Gebilde in den Sinneszellen der Augen von Skorpionen, die von RAY LANKESTER und BOURNE<sup>1</sup> »phaospheres« genannt worden sind; von der Identität beiderlei Gebilde wird man besonders überzeugt, wenn man das oben über die kugelförmigen Einschlüsse Gesagte mit der Beschreibung der Phaosphären von PURCELL<sup>2</sup> vergleicht: nach PURCELL sind die Phaosphären in den Retinulazellen von *Acantholophus* von keiner präzisen Gestalt, Größe und Anzahl; am öftesten sind sie überhaupt nicht vorhanden; »jede Phaosphäre

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XIX. S. 185—186.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXIII. S. 30—32.

liegt anscheinend in einer Vacuole (ve Fig. 13), welche nicht ganz von ihr erfüllt wird«; »beim ersten Anblick erscheinen die Phaosphären zwar homogen, mittels starker Vergrößerung läßt sich aber ein deutliches Netzwerk erkennen«; »die Phaosphären werden allem Anschein nach durch mäßig konzentrierte Säure und Alkalien nicht angegriffen«. Nach PURCELLS Ansicht »müssen die Phaosphären als Stoffwechselprodukte, die in den verschiedensten Geweben auftreten können und wahrscheinlich in einem Zusammenhang mit der Ernährung stehen, angesehen werden«. Der Meinung von PURCELL über die Bedeutung der Phaosphären, zu denen auch die kugelförmigen Gebilde in den Zellen des Postantennalorgans zuzurechnen sind, kann ich nur beipflichten; das hindert mich jedoch nicht, die Phaosphären, was ihr Äußeres anbelangt, für Kunstprodukte der Konservierung zu halten: ihre Kugelform und ihre Anzahl ist außer Zweifel von dem Konservierungsmittel abhängig.

### C. Das Postantennalorgan der Sminthuridae Lubb.

Arten *Dicyrtomina minuta* (Fabr.) var. *flavosignata* (Tullb.)<sup>1</sup>,  
*Dicyrtoma atra* (L.), *Sminthurus fuscus* (L.), *Sminthurinus niger* (Lubb.), *Sminthurides aquaticus* (Bourlet).

(Tafel XII. Fig. 45, 46, 47, 48.)

In seiner großen Abhandlung über die Collembolen und Thysanuren<sup>2</sup> beschreibt WILLEM zwischen dem Grunde der Antennen und den Seitenaugen von *Sminthurus fuscus* (L.) eine keulenförmige Tuberkel; die Tuberkel wird nach WILLEM von einer äußerst dünnen Chitinlage gebildet; unter der Tuberkel soll sich eine große Neuroepithelialzelle befinden, deren Plasma in seinem Außerteile eine Fibrillenstruktur hat; die Fibrillen treffen an der Öffnung zusammen, auf der die mit Cytoplasma erfüllte Tuberkel sitzt. Über dieses Gebilde macht BÖRNER folgende Bemerkung<sup>3</sup>: »Morphologisch ist der postantennale Sinneskegel eine Borste und kein Homologon des Postantennalorgans der

<sup>1</sup> = *Papirius flavosignatus* Tullb.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXIX. S. 91: »Il se rencontre sous sa forme la plus simple chez *Sminthurus fuscus* (XII, 11). Il y est constitué par une grosse cellule neuro-épithéliale dont le protoplasma, dans la région externe, est disposé en fibrilles rayonnantes convergeant vers un orifice des téguments; par cet orifice s'élève un cylindre cytoplasmique que recouvre une très fine membrane de chitine. La partie extérieure de l'organe se présente comme un tubercule claviforme hyalin, saillant entre la base de l'antenne et le champ oculaire (XII, 10)«.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. X. S. 183.

*Arthropleona*.« Darin, daß die Tuberkel morphologisch eine Borste und kein Homologon des Postantennalorgans der *Arthropleona* (= Poduridae und Entomobryidae) ist, hat BÖRNER vollkommen recht; dazu muß aber noch beigefügt werden, daß der Kegel überhaupt kein Sinnesorgan, als welches den Kegel BÖRNER auffaßt, ist; dem Bau nach (Plasmastruktur, Form des Kernes, Inhalt des keulen- oder cylinderförmigen Chitinkegels) ist es ein Drüsenorgan, das wahrscheinlich als Häutungsdrüse dient. Der in WILLEMS Erklärung der Abbildungen als »nerf de l'organe« bezeichnete Fortsatz<sup>1</sup> ist kein Nerv; solcher Fortsätze kann es an der Zelle drei bis vier geben (Fig. 45 ft) und, trotzdem ich mir die größte Mühe gab, konnte ich keine Verbindung der Zelle mit dem hinter ihr liegenden Oberschlundganglion finden. Zweifellos ist der Chitinkegel, der in seinem Äußeren variieren kann (vgl. Fig. 45 und 46), eine umgebildete Borste: am Kegel findet man alle Borsteneigenheiten, die basale Erhebung (be), die centrale Öffnung (co), in welcher der abgegliederte Kegel (kb) selber sitzt, schließlich eine Bewimperung am freien Ende des Kegels, entsprechend der groben Bewimperung der distalen Hälfte der gemeinen Borsten von *Sminthurus fuscus*. Bei *Sminthurus flaviceps* Tullb. var. *fennica* Reut. ist der kleine, dünne, stäbchenförmige Kegel der Borste noch ähnlicher gebaut, als bei *Sminthurus fuscus*.

Äußere Gebilde des Postantennalorgans gibt es bei Sminthuriden keine, doch Sinneszellen des Organs findet man auch hier. Um die auf den ersten Blick etwas sonderbare Lage des Sinneszellenhaufens zu verstehen, müssen die vermutlichen Abänderungen, die beispielsweise ein *Anurophorus*-Kopf bei seiner Umgestaltung in einen *Dicyrtoma*- oder *Sminthurus*-Kopf erleidet, beschrieben werden. Alle Umgestaltungen haben ihre Ursache in der Rückverlagerung des Oberschlundganglions und der Hauptsinnesorgane (Antenne, Augen, Postantennalorgan) bis in den Bereich der hinteren Articulation der Mundteile, weiterhin in der Drehung der Mundteile um ihren hinteren Articulationspunkt um 90° nach unten, wodurch aus dem Prognathismus ein bei den Sminthuriden am meisten unter den Collembolen ausgeprägter Hypognathismus entstand. Diese Umgestaltungen haben ihre Folge darin, daß erstens der präantennale Teil der Stirn sich für die Collembolen überhaupt ganz unnatürlich verlängert hat, während der Scheitel im Gegenteil fast geschwunden ist; zweitens, daß der Fühler- und Augenteil der Stirn und das Oberschlundganglion, bei der Drehung

<sup>1</sup> Op. cit. Taf. XII, Fig. II n.

in Mitleidenschaft gezogen, eine Krümmung erlitten haben; drittens ist das hintere Gelenk der Mandibel unter die Antenne und den vorderen Augenrand geraten.

Um die gegenseitige Lage der Organe zu bestimmen, wollen wir uns die Hauptachse des Kopfes wiederum als horizontal vorstellen, die Stirnfläche nach oben gewandt. In betreff der Form des Sinneszellenhaufens und der Anzahl der Zellen verhalten sich die Sminthuriden verschieden; ich nehme gleich den kompliziertesten Fall, den man nämlich bei *Dicytamina minuta* (Fabr.) antrifft. Die anatomischen Befunde bei dieser Art scheinen uns von besonderer Bedeutung zur Auffassung der Funktion des Organs zu sein. Beiderseits am Hinterrande des Kopfes sieht man die Seitenaugen sich stark vorwölben; gleich nach vorn von den Seitenaugen, von den letzteren nur durch eine schmale quere Rinne geschieden, befindet sich die Fühlergrube unter der die hintere Articulationsstelle der Mandibel liegt. Unter dem Chitinzapfen der Mandibel, der als Drehpunkt der letzteren dient, befindet sich der linsenförmige, aus sieben Zellen bestehende Innenlappen der Speicheldrüse, der sich nach hinten bis zum Vorderrande der Seitenaugen erstreckt; eine Querlinie durch die Mitte des linsenförmigen Lappens medianwärts geführt, geht durch den Centalkörper des Protocerebrum; in der Nähe von dieser Querlinie vor ihr liegt der Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans, der aus einem Querarm und einem senkrechten Arm besteht; der Querarm oder Querbalken (Fig. 48 *qb*) besteht aus drei bis zwei in querer Richtung einander folgenden Zellen; von der Mitte des Querbalkens nach oben und etwas nach vorn geht der senkrechte Arm des Sinneszellenhaufens ab, der aus ein bis zwei Zellen besteht; folglich besteht das Organ im ganzen aus vier Zellen. Solch ein dreistrahligter Körper muß eine komplizierte Aufhängevorrichtung haben; diese Vorrichtung besteht aus drei faserartigen Ausläufern (Fig. 48 *ha, va*), welche die der Hauptachse des Kopfes nächste Zelle des Querbalkens aussendet; außerdem wird das Organ mittels seines senkrechten Armes an das Integument befestigt: es steht nämlich einerseits das abgerundete Ende des senkrechten Armes mit dem Hypoderm des Fühlergrubenrandes nach vorn und innen von dem Fühler in Verbindung, andererseits sendet derselbe senkrechte Arm von seiner medianwärts gerichteten Oberfläche einen Ausläufer ab, der sich an die Stirnfläche medianwärts vom Ende des senkrechten Armes anheftet; schließlich fixiert die Lage des Sinneszellenhaufens auch das gestutzte Außenende des Querbalkens, indem es sich an den Rand des linsenförmigen Speicheldrüseninnenlappens gerade da anhaftet, wo der Ausführgang der Drüse

den Lappen verläßt; die drei faserartigen Ausläufer des Innenendes des Querbalkens sind insgesamt Fortsätze der Innenendzelle; die Enden der Fortsätze heften sich an die umgebenden Organe: die beiden nach vorn und median verlaufenden Fortsätze (*va*) an das Tentorium (*t*), der dritte hintere (*ha*), nahe am Gehirn vorüberlaufende, an das Hypoderm der queren Rinne vor dem Innenrande der Seitenaugen. Es bleibt nun noch übrig, die Beziehungen der Sinneszellen zu drei Organen zu beschreiben, nämlich zum Gehirn, Tentoriumarm und den Tracheen, die, wie es sich erweist, auch den *Dicyrtominae* CB. nicht fehlen, sondern bisher nur übersehen waren. Die Verbindung mit dem Gehirn geschieht mittels eines Ausläufers des medianen Endes des Querbalkens (*ma*); dieser Ausläufer verläuft zwischen den Fortsätzen der medianen Endzelle und besteht teilweise wohl aus den Fasern der vier Sinneszellen. Hinter dem senkrechten Arme des Sinneszellenhaufens heftet sich am Vorderrande der queren Rinne vor den Seitenaugen das fächerförmige Ende einer Chitinsehne (*se*), die wohl dem Vorderaste des »äußeren vorderen dorsalen Tentoriumarmes« entspricht; diese Chitinsehne verläuft von seiner Ansatzstelle an der Rinne schräg nach vorn und median oberhalb der medianen Hälfte des Querbalkens; es ist nicht schwer, die Chitinsehne bis zum Tentorium zu verfolgen. Fast unmittelbar vor dem Querbalken des Postantennalorgans verläuft in derselben Richtung der Adductor mandibulae (*ad*); unterhalb seines Hinterrandes verläuft auch in querer Richtung jederseits ein dicker Tracheenstamm, von dem sich nach hinten ein Strang von vier bis fünf verhältnismäßig dünnen Tracheen abzweigt (*tr*); dieser Strang schneidet die Außenhälfte des Querbalkens unter rechtem Winkel und verläuft zum Auge; der Tracheenstrang legt sich an die Unterseite des Querbalkens und hier, wo sie sich berühren, sendet der Strang medianwärts längs der Innenhälfte des Querbalkens eine äußerst feine Abzweigung (*trc*<sub>1</sub>) aus; am Innenrande des Querbalkens angelangt, verläuft dieser Capillarzweig längs dem hinteren Fortsatze der Endzelle und sendet einen andern Capillarzweig (*trc*<sub>2</sub>) aus, der dem Medianrande der Endzelle folgt und darauf sich auf einen der beiden vorderen Fortsätze erstreckt; ein zweiter Capillarzweig, der auch von dem oben genannten Tracheenstrange seinen Ursprung nimmt, verläuft, indem er seinerseits sich verzweigt, längs dem senkrechten Arme des Sinneszellenhaufens. Bei *Dicyrtomina* findet man folglich enge Beziehungen zwischen Tracheen und Sinneszellen des Postantennalorgans. Die Kerne der Sinneszellen, obgleich groß, stechen scharf von den Kernen der Speicheldrüsenzellen (*drz*), die noch bedeutend größer sind, ab; die Sinneszellen unterscheiden

sich von den Drüsenzellen auch durch die schwach sich färbende Zwischensubstanz, die sich bei ungenügender Konservierung in Kugeln zusammenballt.

Anders ist der Sinneszellenhaufen bei *Dicyrtoma atra* (L.) gestaltet; bei dieser letzteren Art ist der Zellenhaufen rundlich und besteht aus sechs Zellen; er bildet ein kleines Anhängsel des Innenrandes der Speicheldrüse, die aus riesengroßen Zellen besteht. Zwei ziemlich große pigmentierte Tracheen (bei *Dicyrtomina* ist die Tracheenmatrix unpigmentiert) umgeben den Haufen von vorn und von innen.

Bei *Sminthurus fuscus* (L.) besteht das Organ aus nur drei Sinneszellen; der rundliche Haufen der Sinneszellen steht in keinem direkten Zusammenhange mit der Speicheldrüse; er liegt nach innen von der letzteren. In der Richtung nach den Augen verläuft unter dem Haufen ein breites Bündel von Tracheen, von denen einige sich dem Sinneszellenhaufen zuwenden und ihn umspinnen.

Bei *Sminthurus niger* (Lubb.) besteht der ganz runde Haufen wiederum aus drei Sinneszellen; er steht auch in keiner Verbindung mit der Speicheldrüse und grenzt an den Vorderrand des Schlappens.

Bei *Sminthurus aquaticus* (Bourlet) besteht der sehr kleine runde Haufen, der sich mit der Speicheldrüse verbindet, aus vier Sinneszellen; der Zellenhaufen liegt ziemlich entfernt vom Gehirn.

#### D. Das Postantennalorgan von *Achorutes* (*Neanura*) *muscorum* Templ.

(Tafel XII, Fig. 49, 50, 51.)

Sehr verschieden entwickelt sind die Außenbildungen des Postantennalorgans bei den Achorutinae (*Neanurini*) CB. Den einfachsten Fall bietet *Pseudachorutides Bogoyawlensky* Bck.: bei dieser Art findet man nämlich vor den beiden vorderen Ommata (Fig. 49 *el*) ein längliches, quer gelagertes Postantennalfeld; das Feld ist durch einen Ausläufer des gekörnten Chitins in zwei Teile geschieden, einen dem oberen Omma vorgelagerten Teil (*as*), der — da er als Ursprungsstelle des »äußeren vorderen dorsalen« Tentoriumarms dient — dem inneren Ausläufer des Postantennalfeldes bei *Onychiurus* entspricht, und in einen dem unteren Omma vorgelagerten Teil (*paf*) — das eigentliche Postantennalfeld. *Achorutes muscorum* Templ. fehlen Außenbildungen des Postantennalorgans gänzlich; bei der Art grenzt an die beiden vorderen Ommata unmittelbar das gekörnte Chitin, von einem Postantennalfelde, geschweige von den übrigen Außenbildungen ist nichts zu sehen. Sinneszellen des Organs findet man jedoch auch hier: wird das Chitin samt Hypoderm vom Kopfe weggeschafft, so findet man zwischen den

beiden vorderen Ommata, Antenne und Gehirn einen Zellenhaufen, der von oben gesehen einen kreisförmigen Umriß hat (Fig. 50 *szh*) und vorn am Außenrande des Kreises einen kleinen Vorsprung bildet. Der Haufen besteht aus etwa 20 Zellen, die in drei Längsreihen angeordnet sind; die Längsreihen sind voneinander durch schwache Furchen abgegrenzt. Maceriert man den Haufen in schwachem Weingeiste, so trennen sich die Zellen und erscheinen als länglich birnförmig; aus senkrecht die Kopfoberfläche vor den Augen treffenden Schnitten (Fig. 51) und auch aus Seitenansichten des Sinneszellenhaufens ist zu ersehen, daß der letztere (*szh*) kegelförmig ist; die Spitze des Kegels ist nach innen gegen die Kopfachse gerichtet; die Sinneszellen sind von außen nicht nur von dem Hypoderm (*hd*), sondern auch von Fettkörper bedeckt. Gleich nach hinten von dem Sinneszellenkegel verläuft quer seitwärts der vom Schlappen Ursprung nehmende Sehnerv (Fig. 50 *no*); er nimmt einen Verlauf gegen die hintere äußere Peripherie des Zellenkegels, wo sich die beiden vorderen Ommata befinden. Legt man die beiden Sinneszellenhaufen und das wegen schwacher Ausbildung der Schlappen fast quadratische Gehirn auf die obere Fläche, die Spitzen der Zellenkegel folglich nach oben gerichtet, so sieht man von der Unterseite des Gehirns am Seitenrande des letzteren gleich vor der Basis des Schlappens einen bedeutenden Nerven abgehen; dieser Nervenstrang ist jedoch viel dünner als der von dem Seitenrande des Schlappens abgehende Sehnerv. Der Nerv scheint übereinstimmend mit dem Sehnerven von einer Nervenscheide umhüllt zu sein; er spaltet sich kurz nach seinem Ursprunge vom Gehirn in zwei Äste, die zur Spitze des Sinneszellenkegels verlaufen. Ein anderer weit dünnerer Nerv geht von einer Stelle des Seitenrandes des Gehirns, die mehr nach vorn dem Deutocerebron mehr genähert liegt, ab; er verläuft ebenfalls nach dem Sinneszellenhaufen; eine Nervenscheide fehlt diesem zweiten Nerven. Die Kerne der Sinneszellen sind länglich abgerundet, der Zelleninhalt färbt sich schwach; bei ungenügender Konservierung zieht sich der Zelleninhalt in Klumpen zusammen.

### Allgemeiner Teil.

Man wird wohl kaum Bedenken tragen, das bei zahlreichen Repräsentanten von verschiedenen Collembolengruppen als Postantennalorgan beschriebene Gebilde für homolog aufzufassen; dafür scheint es mir Gründe genug zu geben: fürs erste die Lage der Sinneszellen des Organs beständig nach innen von dem Hypoderm, sowie die innere Struktur

der Zellen; weiterhin die Innervierung der Sinneszellen von dem Protocerebron aus, — mit alleiniger Ausnahme von *Orchesella* und *Tomocerus* entspringen die Nervenfasern an dem Seitenlappen des Protocerebron; drittens, die Lage des Vorderendes des Sinneszellenhaufens sowie der Außenbildungen vor den Seitenaugen. Was nun speziell den Postantennalhöcker an betrifft, so ist der Höcker der niederen Entomobryiden dem Haupthöcker von *Hypogastrura* zu homologisieren, was aus ihrer Lage in bezug auf das Ende des Tentoriumarmzweiges zu folgern ist.

Versucht man nun auf Grund der Anatomie des Postantennalorgans die phylogenetischen Beziehungen der Collembolen abzuleiten, so ist vor allem in Betracht zu ziehen, daß der nervöse Teil des Organs in betreff seines Bestehens, seiner Zusammensetzung und Lage sich konservativer verhält als die äußeren Nebenbildungen, und daß demzufolge der erstere eher zur Lösung der Frage über die phylogenetischen Beziehungen der Repräsentanten der Collembolen zueinander heranzuziehen ist.

Es ist leicht einzusehen, daß bei den Sminthuriden keineswegs primitive Befunde walten, da die Sinneszellen hier stark in die Tiefe versetzt sind und in den meisten Fällen in keiner Berührung mit dem Hypoderm stehen; sekundäre Zustände bietet auch *Tomocerus* und *Achorutes muscorum*, bei denen die Zellen auch fast insgesamt in die Tiefe gerückt sind. Alle genannten Formen sowie auch die in betreff des Baues des Organs an *Tomocerus* eng anschließenden »höheren« Entomobryiden entbehren im Gegensatze zu den übrigen Collembolen der Außenbildungen des Postantennalorgans; daraus ist zu folgern, daß das Fehlen der Außenbildungen auch keinen primitiven Zustand bedeutet. Werden nun dem Postantennalorgan der übrigen Collembolen allgemein waltende Züge zum Aufbau der Urform des Organs entnommen, so gelangt man zu folgendem: das Sinnesorgan der Urform bestand aus einem Höcker auf einem Postantennalfelde vor den Seitenaugen gelegen und aus wenigen (gegen fünf) subhypodermalen großen Sinneszellen von eigentümlichem inneren Bau, innerviert durch kurze isoliert verlaufende elementare Nervenfasern, die ihren Ursprung am protocerebralen Teile des Gehirns seitwärts von dem Seitenlappen des letzteren nahmen; die Sinneszellen lagen nicht unter den Außenbildungen, sondern nebenan.

Das Postantennalfeld tritt in zwei Formen auf, in Form eines schwach eingesenkten, oft umfänglichen Dreiecks und in Form einer Rinne; die zwei Fälle werden durch die Form des Feldes bei *Schoettella*

*sensibilis* Schött verbunden, wo der Rand des Postantennalfeldes durch einen sich eng an den Höcker anlegenden, vorn unterbrochenen Wall von abgerundet dreieckigem oder ovalen Umriß gebildet wird; diese wallförmige Chitinduplicatur scheint primitive Zustände darzustellen. Der Höcker selbst tritt auch in zwei Hauptformen auf, in einfacher Form bei den »niedereren« Entomobryiden und *Schoettella sensibilis*<sup>1</sup>, in mehrlappiger Form bei den meisten Poduriden. Bei *Schoettella sensibilis* Schött, wo das Postantennalfeld durch eine Umwallung des Höckers dargestellt wird, tritt auch der Postantennalhöcker in seiner einfachsten Form, einer schwach ausgesprochenen und schwach konturierten Vorwölbung, in einer Form auf, die als primitiv gedeutet werden kann. An die Befunde bei *Schoettella* knüpfen diejenigen von *Hypogastrura* eng an, während andre Formen von Poduriden-Postantennalorgan Stufen einer weiteren Entfaltung oder Rückbildung darstellen; anderseits leiten sich von dem Postantennalorgan bei *Schoettella* die Organformen der »niedereren« Entomobryiden ab; unter den letzteren bieten *Anurophorus*, *Proisotoma* und *Tetracanthella* der Einfachheit der Höckerform wegen die ersten Stufen der Ausbildung des Organs. Bei *Anurophorus* ist nämlich der Höcker von ovalem, schwach hervortretendem Umriß; in der Mitte des Höckers gibt sich eine quere Einschnürung kaum zu erkennen. Bei *Tetracanthella* ist der Höcker mehr in die Länge gezogen, noch mehr bei *Folsomia*, wo die transversale Einschnürung auch viel schärfer vortritt; die Bildung auch der basalen Einschnürung sowie des Chitinringes führt zu der Höckerform von *Isotoma viridis* über. Der fast kreisrunde Umriß des Höckers von *Isotoma viridis* scheint auf einen ursprünglichen Zustand der Form zu deuten; jedoch das Vorkommen in abnormen Fällen von basalen zackenartigen Vorsprüngen deutet auf die Abkunft des *Isotoma*-Höckers von einem dem *Folsomia*-Höcker ähnlichen Gebilde; zu einer weiteren Komplikation der Höckerform bei *Isotoma viridis* trägt die innere Scheidewand bei, die sich aus dem bei *Proisotoma* vorkommenden Chitinleiste entwickelt hat; Hand in Hand mit der Komplikation des Postantennalhöckers glättet sich die Postantennalrinne aus und schwindet schließlich gänzlich. Was nun die Sinneszellen und ihre Innervierung bei den Entomobryiden anbetrifft, so stellt *Anurophorus* auch Befunde dar, die wahrscheinlicherwise als ursprüngliche aufzufassen sind: die Nervenfasern bleiben ihrer ganzen Länge nach isoliert,

<sup>1</sup> Wahrscheinlich auch bei der mir nicht näher bekannten *Schoettella incermis* (Tullb.) [s. Literaturverz. Nr. XLIII, S. 124]; der einfache Höcker von *Odontella* (*Od. loricata* Schäffer) ist wohl ein Resultat von regressiver Umbildung.

indem sie seitwärts von dem Laterallappen dem Protocerebron entspringen; bei *Isotoma*, *Calistella* und *Orchesella* bilden sie einen gemeinsamen Nervenstrang, in dem jedoch jede Faser ihre Selbständigkeit bewahrt; mit der Verlängerung des Sinneszellenhaufens kommt der letztere bei *Tomocerus* mit dem Schlappen des Oberschlundganglions in Berührung, was wiederum einen gänzlich isolierten Verlauf der Nervenfasern herbeiführt. Die Lage und Anzahl der Sinneszellen, die Form des Sinneszellenhaufens, ist bei *Anurophorus* auch als ursprünglich zu deuten: alle fünf bis sechs Sinneszellen nehmen eine der Körperoberfläche genährte Lage ein, sie liegen dicht unter dem Hypoderm und bilden hier einen rundlichen Haufen; auch die fast genau quere Richtung der Nervenfasern scheint auf ursprüngliches Verhalten zu weisen; *Isotoma viridis*, *Calistella*, *Orchesella* und *Tomocerus* offenbaren stufenweise Abänderungen in betreff des Ursprunges der Nervenfasern am Gehirn, des Verlaufes der letzteren, der Richtung der Längsachse des Zellenhaufens, der Form des Haufens und der Anzahl der ihn zusammensetzenden Zellen; alle die Abänderungen werden wohl durch die Formänderung der Kopfkapsel und des Gehirns, sowie die Verlagerung der Seitenaugen nach vorn in die Nähe der Antenne hervorgerufen. Der Ursprung der Nervenfasern, der bei *Isotoma viridis* und *Calistella* noch der typische ist, wird bei *Orchesella* und *Tomocerus* auf den Schlappen verlagert; die Richtung des Nervenfaserverlaufes und des Sinneszellenhaufens, bei *Anurophorus* quer, ändert sich bei *Isotoma*, *Calistella*, *Orchesella* und *Tomocerus* mehr und mehr in eine Längsrichtung; die Form des Sinneszellenhaufens wird allmählich eine schlankere; die Anzahl der Sinneszellen wächst und erreicht ihr Maximum bei *Tomocerus*.

Wendet man sich jetzt zu dem viellappigen Postantennalhöcker der Poduriden, so stößt man hier jedenfalls auf keine primären Befunde: dafür spricht nicht nur die Form des Höckers, sondern auch die tiefe Lage der Mehrzahl der Zellen; insbesondere ihre Lage am Gehirn bei *Hypogastrura* und *Podura*. Da der viellappige Postantennalhöcker ein aus verschiedenartigen Teilen zusammengesetztes Organ ist, kann seine Form für keine absolut ursprüngliche aufgefaßt werden; ist nun der Basalhöcker oder die peripheren Höcker der nachträglich erworbene Bestandteil des Haupthöckers? Wohl wird es nicht der Basalhöcker sein, denn es gibt keinen Fall, wo periphere Höcker ohne den gemeinsamen Basalteil existieren, anderseits gibt es bei Poduriden wohl Fälle des Vorhandenseins eines Höckers, der dem Basalhöcker gleichzustellen ist, solche Fälle bietet die Gattung *Schoettella*; wie nun die Ausbildung

des Haupthöckers voring, ist einerseits aus dem Vergleich der Formen des letzteren zu ersehen, andererseits werden die fehlenden Anfangsstufen seiner Ausbildung wohl diejenigen sein, die der Nebenhöcker von *Hypogastrura* darbietet: zuerst wird es wohl ein flaches, nicht scharf konturiertes, von dieser Chitinlage mit rudimentären gemeinen Chitinhöckern bedecktes Tuberkel gewesen sein, als welches nämlich der Nebenhöcker bei *Hypogastrura viatica* auftritt, späterhin ein mehr vorspringender, glatter, von dünner Chitinlage bedeckter Höcker, wie wir nämlich den Nebenhöcker bei *Hypogastrura armata* (Nic.) finden. Unter den mannigfaltigen Formen des Haupthöckers bei Poduriden hat eine, nämlich die vierlappige Höckerform, eine weite Verbreitung: sie ist den *Hypogastrura*-Arten eigen, kommt auch bei *Xenyllodes*, *Schoettelodes*, *Anurida* (*An. clavata* Schäffer) und *Onychiurus* (*On. quadrituberculatus* [CB.]) vor; auf Grund der weiten Verbreitung kann diese vierlappige Höckerform als diejenige aufgefaßt werden, aus welcher sich andre gelappte Höckerformen entwickelt haben; diese Ansicht wird durch die Vervielfältigung der peripheren Höcker, durch ihre Teilung bestätigt, was nämlich bei vielen *Hypogastrura*-Arten, sodann auch bei *Onychiurus*-Arten wahrgenommen wird. Wie bei Entomobryiden können auch bei Poduriden die Außenbildungen rückgebildet werden; im äußersten Falle kann die Rückbildung ein gänzlichcs Schwinden des Höckers sowie des Feldes zur Folge haben; einem solchen äußersten Falle begegnet man bei *Achorutes muscorum* Templ.; bei nicht völliger Rückbildung kann das Postantennalfeld erhalten bleiben; diese letztere Stufe der Rückbildung bietet *Pseudachorutides* dar; bei noch weniger vorgeschrittener Rückbildung kann der Höcker nur eine Vereinfachung erleiden, indem die peripheren Höcker mehr oder minder rückgebildet werden; solche Anfangsstufen einer Rückbildung des Organs bieten allem Anschein nach die Gattungen *Xenyllodes* und *Odontella*: bei der ersteren Gattung besteht der Postantennalhöcker aus dem Basalhöcker mit unabgegrenzten peripheren Lappen, bei der letzteren Gattung scheinen die peripheren Lappen gänzlich zu fehlen; dafür, daß das Postantennalorgan der beiden Gattungen Stufen nicht progressiver, sondern regressiver Ausbildung bietet, spricht die Form des Postantennalfeldes: analog dem Postantennalfelde von *Pseudachorutides* mit unzweifelhaft regressiver Form der Außenbildungen des Postantennalorgans, haben *Xenyllodes* und *Odontella* auch ein in querer Richtung ausgezogenes Feld.

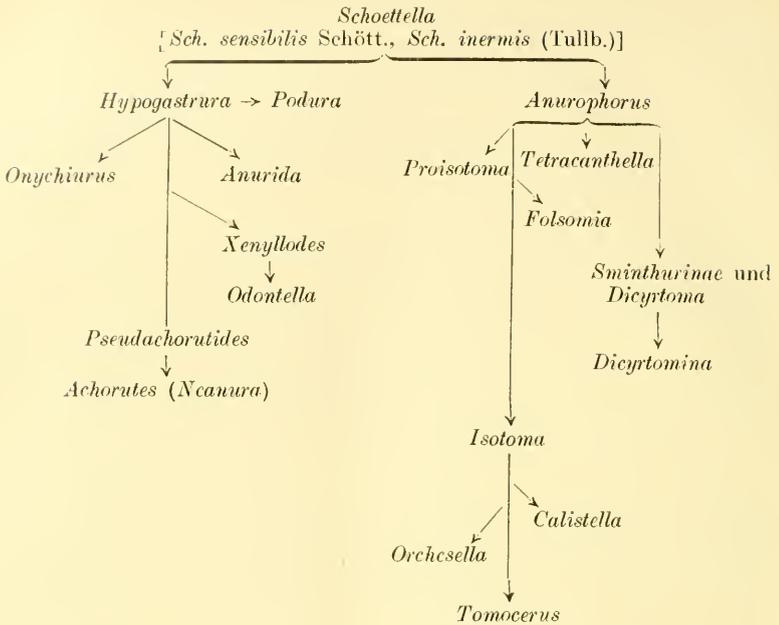
Abgeleitete Zustände, die sich in der tiefen Lage des Sinneszellenaufens und dem Fehlen der Außenbildungen äußern, findet man auch

bei Sminthuriden. Die Sminthurinen (*Sminthurus*, *Sminthurinus*, *Sminthurides*) und *Dicyrtoma* bieten die einfachsten und wohl die ursprünglicheren, weil *Anurophorus* näher stehenden Befunde dar, während *Dicyrtomina* in betreff der Form des Sinneszellenhaufens und der Beziehungen zu den umgebenden Organen die kompliziertesten Befunde darstellt, die denjenigen der Sminthurinen und *Dicyrtoma* gegenüber als sekundäre aufzufassen sind.

Was nun die Herkunft der peripheren Höcker im allgemeinen anbetrifft, hat sich C. BÖRNER<sup>1</sup> in dem Sinne geäußert, die peripheren Blasen seien abgeänderte gemeine Höcker der Chitindecke der Poduriden; offenbar stehen jedoch die peripheren Höcker in keiner genetischen Beziehung zu den gemeinen Höckern und sind Gebilde besonderen Ursprunges; dafür spricht nämlich der ganz allgemeine Mangel von gemeinen Höckern auf der Oberfläche der einfachen Postantennaltuberkel, während die Granulierung in geschwächtem Grade bestehen kann: auf Grund dessen ist es zu meinen, daß die gemeinen Höcker auf der Oberfläche des Haupthöckers während der phylogenetischen Entwicklung einer ähnlichen Umbildung unterworfen wurden, wie sie noch jetzt auf dem Nebenhöcker von *Hypogastrura* zu verfolgen ist, wo sie in rückgebildetem Zustande bei *Hypogastrura viatica* (Tullb.) bestehen, bei *Hyp. purpurascens* (Lubb.) des Fortbestehens der Granulierung ungeachtet vollkommen geschwunden sind, während bei *Hyp. armata* (Nic.) Tullb. auch die Granulierung fehlt. Wohl könnte uns die grobe Ähnlichkeit des gemeinen Höckers mit dem peripheren Höcker von gewissen Onychiuren (beispielsweise *On. fimetarius* [L.]) zum Homologisieren beiderlei Gebilde verleiten, es ist jedoch vor allem in Betracht zu ziehen, daß die Onychiuren eine spezialisierte Gruppe darstellen und daß die komplizierte Form des peripheren Höckers bei *Onychiurus fimetarius* (L.) auf Grund der Befunde bei *Onychiurus okaënsis* und mehrerer *Hypogastrura*-Arten als Resultat einer Komplikation von ursprünglich einfachem Höcker zu deuten ist. Folgendes Schema stellt die phylogenetischen Beziehungen der Collembolen auf Grund des inneren und äußeren Baues des Postantennalorgans dar (s. S. 386).

Es kann nun nach der physiologischen Bedeutung des Postantennalorgans gefragt werden; zur Lösung der Frage müssen alle verschieden-

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. VII. S. 9: »Diese bestehen bei den Achorutidae aus kreis- oder ellipsenförmig angeordneten, aus einfachen Chitinhöckern umgewandelten, sehr dünnhäutigen mit Protoplasma erfüllten Tuberkeln, die von rundlicher bis langschmaler Gestalt sein können und seitlich stets untereinander in Verbindung stehen.«



artigen Fälle des Baues des Postantennalorgans in Betracht gezogen werden. Aus der Existenz des Organs bei allen Collembolen ist zu schließen, daß das Organ unzweifelhaft eine physiologische Bedeutung besitzt; die Mannigfaltigkeit der äußeren und inneren Organteile ist als eine Anpassung an die umgebenden Verhältnisse zu erklären, indem jedoch die physiologische Leistung annähernd sich gleich zu bleiben scheint; dieses letztere scheint aus dem gegenseitigen Ausgleich der äußeren und inneren Organteile zu folgen: bei einer Vereinfachung der Außenbildungen vergrößert sich die Anzahl der Sinneszellen, werden die äußeren Nebenbildungen komplizierter, so vermindert sich die Anzahl der Sinneszellen; es kann folglich, allgemein gesagt, von einer Rückbildung der Außenbildungen für sich oder des percipierenden Apparates für sich gesprochen werden, doch in seinem Ganzen scheint das Postantennalorgan annähernd eine funktionell sich gleich bleibende Größe zu sein. Wenn das Postantennalorgan überhaupt ein Organ ist, das Sinnesempfindungen vermittelt, denen auch wir teilhaftig sind, so führt uns der Bau des Organs zu folgenden Schlüssen: es ist kein Sinnesorgan, das einen durch chemisch wirkende Erreger hervorgerufenen Reiz vermittelt, dafür wären die Sinneszellen zu tief gelegen: die der Oberfläche nächsten Sinneszellen sind von der Außenwelt durch das Integument, Chitin und Hypoderm, bei *Achorutes muscorum* auch noch

durch die Fettzellen geschieden, bei fast allen Collembolen liegen die meisten Sinneszellen weit von der Oberfläche im Körperinnern (insbesondere bei Sminthuriden, *Tomocerus*, *Orchesella*); also ist das Postantennalorgan kein Riech- oder Geschmacksorgan; bis jetzt ist das Postantennalorgan gerade für das erstere gehalten (eine solche Leistung ist jedoch viel eher ihrer Lage nach den Antennalorganen zuzuschreiben). Demzufolge kann das Postantennalorgan nur physische Reize vermitteln, es kann jedoch kein Tastorgan (einschließlich Temperaturempfindungsorgan) sein, denn in diesem Falle würden die Sinneszellen wiederum der Oberfläche näher liegen. Wird die Sinneszellengruppe für sich allein beurteilt, so fällt in einzelnen Fällen ihre Ähnlichkeit mit einem Elementarauge auf; jedoch das gänzliche Fehlen von Pigment läßt nicht zu, das Organ für ein Sehorgan aufzufassen. Sollte aber das Postantennalorgan kein Gehörorgan sein? Bei Collembolen ist zurzeit kein Gehörorgan gefunden, indessen letzteres bei der Mehrzahl der Pterygotengruppen in Form der sog. Chordotonalorgane von GRABER u. a. nachgewiesen war. Sollte vielleicht auch das Postantennalorgan eine Chordotonalorgan sein? Nehmen wir kurz die Charakterzüge der Chordotonalorgane, die den Forschungen von GRABER u. a. zu entnehmen sind, durch. Für die wichtigste Eigenschaft eines Chordotonalorgans hält GRABER seine saitenartige Spannung<sup>1</sup>; das Endorgan spannt sich, indem es die Körperhöhle durchquert, zwischen zwei Punkten der Umgebung der letzteren. Als zweiter Charakterzug kommt das scolopale (stiftartige) Körperchen hinzu, das sich in dem Endausläufer der Sinneszelle<sup>2</sup> befindet. Als weitere Eigentümlichkeit der Chordotonalorgane ist die unterhypodermale Lage der Sinneszellen zu nennen: der Endausläufer der Sinneszelle steht mit einer länglichen, hypodermalen Zelle<sup>3</sup> im Zusammenhange; in den Fällen, wo es keine Anheftung der Sinneszellen an das Hypoderm des Integumentes gibt (wie nämlich bei der *Crista acustica* der Locustiden), tritt das Organ in nähere Beziehung zu der Matrix der Tracheen. Als letzte wichtige Eigenschaft der Chordotonalorgane ist ihre Nachbarschaft mit trommelfellartigen Gebilden des Integuments zu nennen. In Betracht der Verbreitung der Chordotonalorgane sind ihre tympanalen Vorkomm-

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XIV. S. 506.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXI. S. 49. Die Sinneszellen waren von SCHWABES Vorgängern Ganglienzellen genannt.

<sup>3</sup> Die von ADELUNG als Endfaser (s. Literaturverz. Nr. IV. Taf. XV, Fig. 18 *EF*), von SCHWABE als Kappenzelle (s. Literaturverz. Nr. XXXI. Taf. IV, Fig. 18 und Taf. II, Fig. 11 *Kz*) bezeichnet wurde.

nisse Ausnahmen von der Regel; jedoch gerade diese tympanalen Vorkommnisse waren es ja, die die Chordotonalorgane als Gehörorgane deuten ließen.

Wie verhalten sich nun die Sinneszellen des Postantennalorgans der Collembolen den umgebenden Organsystemen gegenüber? Aus der speziellen Beschreibung ist zu ersehen, daß sie sich als analog den chordotonalen Organen der Pterygoten erweisen: in vielen Fällen teilen sie die saitenartige Spannung mit den genannten Organen der Pterygoten, könnten folglich auch als Chordotonalorgane bezeichnet werden; in der Mehrzahl der Fälle sind es die das Gehirn mit den Sinneszellen verbindenden Nervenfasern samt den Sinneszellen selbst, welche die Rolle der Saiten spielen; diesem Falle begegnet man bei *Achorutes*, *Onychiurus* und den meisten Entomobryiden; bei *Onychiurus* wird die saitenartige Spannung der Nervenfasern auch durch den Tentoriumarm befördert. In andern Fällen bilden die Sinneszellen selbst einen saitenartigen Strang oder eine gespannte Lamelle, die sich mittels faserartiger Ausläufer an die umgebenden Organe befestigen können; solche saitenartig gespannte Zellenstränge mit Ausläufern findet man bei *Tomocerus* und *Dicyrtomina*; besonders diese letztere Form fällt durch ihre mit mehreren Ausläufern an die umgebenden Organe in gespanntem Zustande befestigte Zellengruppe auf<sup>1</sup>. Wohl finden sich unter den Collembolen Fälle, wo schwerlich von saitenartig gespannten Zellen gesprochen werden kann; das insbesondere bei *Podura* und *Hypogastrura*.

Geht man nun zum zweiten Charakterzug der Chordotonalorgane — dem Inhalt der Sinneszellen — über, so findet man nichts Übereinstimmendes: Neurofibrillen des Chordotonalorgans<sup>2</sup> einerseits, intracelluläre Fasern in den Sinneszellen des Postantennalorgans, die vielleicht den ersteren gleichzustellen sind, andererseits, nehmen einen ganz verschiedenen Verlauf, scolopale Körper gibt es bei Collembolen keine; es muß aber darauf aufmerksam gemacht werden, daß auch GRABER Fälle von »subgenualen« Chordotonalorganen ohne scolopale Körperchen anführt<sup>3</sup>; da die physiologische Bedeutung der stiftförmigen Körperchen keineswegs für erörtert zu halten ist, scheint mir das Vorhandensein oder Fehlen der Körperchen von keiner entscheidenden Bedeutung zu sein.

<sup>1</sup> Bei dem Präparieren des Organs ziehen sich die Sinneszellen zu einem kompakten abgerundeten Haufen zusammen.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXI. S. 61—64. Textfig. 7.

<sup>3</sup> S. Literaturverz. Nr. XIV. S. 571.

Die dritte Eigenschaft der chordotonalen Organe — die unterhypodermale Lage der Sinneszellen — kommt auch den Sinneszellen des Postantennalorgans zu. Bei der Mehrzahl der Sminthuriden stehen die Sinneszellen des Organs außer jeder Beziehung zu dem Hypoderm, indem sie in die Tiefe sinken; hier trifft man folglich einen dem Cristaorgan (SIEBOLDSchen Organ) der Locustiden analogen Fall; diese Analogie in der Lage des Crista- und Postantennalorgans ist bei Sminthuriden auch noch weiter zu verfolgen, indem ersteres wie letzteres in engere Beziehungen zum Tracheensystem treten: in der Nähe der Sinneszellen verläuft bei Sminthuriden der Hauptstamm des Kopftracheensystems, in unmittelbarer Nähe der Zellen ziehen Bündel dünner Tracheenzweige vorüber, auf der Oberfläche der Zellen verästeln sich Tracheencapillaren. Berücksichtigt man nun noch das Integument in der Nähe der Sinneszellen, so trifft man auch hier wieder auf Analogien: unter Chordotonalorganen der Pterygoten sowie unter Postantennalorganen der Collembolen gibt es Fälle, wo in der Nähe der Sinneszellen fensterartige verdünnte Bezirke des integumentalen Chitins, also Trommelfelle, vorkommen. Die Oberfläche dieser verdünnten Bezirke des Chitins ist bei den Pterygoten in der Regel uneben<sup>1</sup>, indem sie sich vorwölbt oder einbuchtet; bei Collembolen sind es stets Höcker, Tuberkeln; wie nun die Trommelfelle nur bei einer Minderzahl von Chordotonalorganen existieren, so finden sich auch die höckerartigen Gebilde weitaus nicht bei allen Collembolen, obgleich die Sinneszellen offenbar bei allen vorhanden sind; es hat sich aber schon GRABER in dem Sinne geäußert, daß die tympanalen Hilfseinrichtungen wohl »die Intensität der zugeleiteten Schallschwingungen beeinflussen«, daß jedoch »die gesamte Körperoberfläche der Insekten von tympanaler Beschaffenheit ist oder ein einziges Tympanum darstellt«.

In der gegenseitigen Lage der Gebilde des Chordotal- und Postantennalorgans sind Analogien auch nicht zu verkennen; man vergleiche beispielsweise das Acridiertympanalorgan<sup>2</sup> mit dem Postantennalorgane von *Onychiurus*: hier und da heftet sich der Sinneszellenhaufen an eine verdickte Stelle des Integuments (Trommelfellkörperchen bei Acridiern, Ausläufer des gemeinen Chitins bei Collembolen), hier und da liegen die Sinneszellen unterhypodermal, hier und da verlaufen die Nerven schräg medianwärts nach dem Ganglion, indem sie die verdünnten Stellen des Integuments passieren. Es scheint mir, anatomischer Gründe gebe es genug, das Postantennalorgan als ein Gehörorgan aufzufassen.

<sup>1</sup> S. Literaturverz. Nr. XIII. Taf. III, Fig. 48—52, 54.

<sup>2</sup> S. Literaturverz. Nr. XXXI. Taf. I, Fig. 5, 6, 7, 11.

## Nachtrag.

Nachdem die Korrektur meiner Abhandlung beinahe beendet war, hatte ich Gelegenheit die von ANTONIO BERLESE über die Myrientomata neulich veröffentlichte Abhandlung<sup>1</sup> kennen zu lernen. Meine Aufmerksamkeit wurde auf das von BERLESE näher beschriebene, als »pseudoculo« bezeichnete Kopfforgan gelenkt. Dieses, zuerst von SILVESTRI bei *Acerentomon Doderoi* Silv. beschriebene und von ihm für Ocellen angenommene Organpaar, wurde späterhin auch von BERLESE wahrgenommen; BERLESE und auch SCHEPOTIEFF<sup>2</sup> haben die Meinung geäußert, das Organpaar wären Rudimente von Antennen. In seiner eben erschienenen zitierten Abhandlung widerlegt BERLESE seine frühere Meinung (S. 7), vermag aber das Organ weder in morphologischer noch in physiologischer Beziehung zu deuten; jedoch die Beschreibung des Organs, die uns BERLESE gibt, weist klar darauf hin, mit welchem Organ wir es hier zu tun haben: ein Vergleich des Baues des Postantennalorgans mit demjenigen des »pseudoculo«, wie ihn nämlich BERLESE schildert, spricht für die Homologie beiderlei Organe; fürs erste ist die Lage des Postantennalorgans und des »pseudoculo« annähernd dieselbe, nämlich an den Seiten des Kopfes; das Postantennalorgan so gut wie auch das »pseudoculo« besteht hauptsächlich aus einem von dünner Chitinlage bekleideten Höcker; dieses wie jenes kann durch eine rippenartige Chitinverdickung verstärkt werden<sup>3</sup>; auch bei den Myrientomata heften sich die Sinneszellen an das Hypoderm vor dem Außengebilde<sup>4</sup>; BERLESE beschreibt weiterhin einen Muskel<sup>5</sup>, der sich annähernd in der nämlichen Gegend an einen Fortsatz (»apodema tentorio-frontale«) des Tentoriums anheftet, wo nach HOFFMANN der entsprechende »Tentoriumarm« seinen Ursprung am Tentorium nimmt.

Von ganz besonderem Interesse ist derjenige Umstand, daß das Organ von *Acerentomon* spezielle Vorrichtungen besitzt, welche vermuten

<sup>1</sup> ANTONIO BERLESE, *Monografia dei Myrientomata*. Estratto dal »Redia«, vol. VI, fasc. I<sup>o</sup>. 1909.

<sup>2</sup> ALEXANDER SCHEPOTIEFF, Studien über niedere Insekten. I. *Protapteron indicum* n. g., n. sp. Abdruck aus den Zoologischen Jahrbüchern. Abt. f. Systematik usw. Bd. XXVIII. Heft 2. 1909.

<sup>3</sup> Op. cit. (BERLESE) S. 146.

<sup>4</sup> Ebendasselbst (s. Fig. 127, Tav. XII von BERLESES Abhandlung); obgleich nach der Figur zu urteilen die wenigen Sinneszellen des Organs nicht überall von der Außenchitinlage durch das Hypoderm getrennt sind, ist es möglich, daß eine vollkommene Trennung tatsächlich existiert.

<sup>5</sup> Op. cit. S. 94 und 146—147 »elevatoro del tentorio«.

lassen das »opercolo« (Homologon des Postantennalhöckers) könne vibrierende Bewegungen ausführen.

Unter dem »opercolo« soll nach BERLESE<sup>1</sup> kein Hypoderm, sondern eine schwach sich färbende Substanz, die von der Körperhöhle scharf abgegrenzt ist, existieren; analoges trifft man auch am Postantennalorgan, in dem Falle nämlich, wo unter dem Haupthöcker (Beispiel *Hypogastrura*) eine große Hypodermzelle liegt.

Das »pseudoculo« von *Acerentomon* bietet noch weiteres Interesse, insofern es Anklänge speziell an das Postantennalorgan von *Schoettella* offenbart, welche Organform ich als die primitivste gedeutet habe: wie bei *Schoettella sensibilis* Schött ist auch bei *Acerentomon* das »opercolo« kreisförmig, sehr schwach gewölbt, kaum merklich punktiert und auf einem Feldehen (»area«) gelegen, welches von einem schwach vorspringenden Rande umsäumt wird.

Moskau, im November 1909.

### Literaturverzeichnis.

- I. K. ABSOLON, Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. Zool. Anz. Bd. XXIV, Nr. 636. 1901.
- II. — Über *Uzelia setifera*, eine neue Collembolengattung aus den Höhlen des mährischen Karstes, nebst einer Übersicht der Anurophorus-Arten. Zool. Anz. Bd. XXIV, Nr. 641. 1901.
- III. — Weitere Nachricht über europäische Höhlencollembolen und über die Gattung *Aphorura* A. D. MacG. Zoolg. Anz. Bd. XXIV, Nr. 647. 1901.
- IV. N. v. ADELUNG, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Diese Zeitschr. Bd. LIV, H. 1—2. 1892.
- V. W. AXELSON, Weitere Diagnosen über neue Collembolenformen aus Finnland. Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica. XXV, Nr. 7. 1903. (Separatabdruck.)
- VI. E. ВЕКЕР, Новые данныя по фаунѣ Московскій губерніи (Neue Beiträge zur Collembolenfauna des Gouvernement Moskau). Извѣстія П.О.Л.Е.А. и Э. т. XCVIII, Дневникъ Зоол. отд. П.О.Л.Е. т. III, Nr. 6. 1905.
- VII. C. BÖRNER, Vorläufige Mitteilung über einige neue Aphorurinen und zur Systematik der Collembola. Zool. Anz. Bd. XXIV, Nr. 633. 1901.
- VIII. — Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Bremen und der Nachbardistrikte. Abhandl. Naturwiss. Vereins Bremen, Bd. XVII, H. 1. 1901.

<sup>1</sup> Op. cit. S. 146.

- IX. C. BÖRNER, Über einige teilweise neue Collembolen aus den Höhlen der Gegend von Letmathe in Westfalen. Zool. Anz. Bd. XXIV, Nr. 645. 1901.
- X. — Das System der Collembolen usw. Mitteil. Naturhist. Museums XXIII. 1906. Hamburg. (Separatabdruck.)
- XI. J. CARL, Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Collembolenfauna der Schweiz. Revue suisse de zoologie. T. IX, Fasc. 2. 1901.
- XII. H. FERNALD, The relationships of Arthropods. Johns Hopkins university. Studies from the Biological laboratory. 1890.
- XIII. V. GRABER, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. Kais. Akad. Wissensch. 1875.
- XIV. — Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
- XV. R. HOFFMANN, Über die Morphologie und Funktion der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus*. II. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. 1905.
- XVI. — Über die Morphologie und Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* L. III. Ebenda. LXXXIX, H. 4. 1908.
- XVII. F. KOLENATI, Zwei neue österreichische Poduriden. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. XXIX. 1858.
- XVIII. A. LABOULBÈNE, Recherches sur l'Anurida maritima. Ann. Soc. Ent. France. Série IV, T. IV, Trim. 4. 1864.
- XIX. E. RAY LANKESTER and A. BOURNE, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpion and of Limulus. Quart. Journ. Microsc. science vol. XXIII n. s. 1883. Nr. LXXXIX.
- XX. K. LINNÉ, Natursystem der Insekten. Bd. II. 1775.
- XXI. N. NASSONOW, Къ морфологiи ивещихъ насекомыхъ: *Lepisma*, *Camptopoda*, *Lipura*. Изв. Общ. Люб. Ест. т. LII вып. I. Тр. зоол. лаб. т. III вып. I. 1887.
- XXII. M. NICOLET, Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles. Nouv. mém. Soc. Helv. sc. nat. 1841. (Separatabdruck.)
- XXIII. F. PURCELL, Über den Bau des Phalangidenauges. Diese Zeitschr. Bd. LVIII, H. 1. 1894.
- XXIV. C. SCHÄFFER, Die Collembolen der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete. Mitteil. Naturh. Mus. XIII. 1896. Hamburg. (Sonderabdruck.)
- XXV. — Apterygoten der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1897. (Sonderabdruck.)
- XXVI. — Die Collembolen des Bismarekarchipels. Archiv f. Naturgeschichte Jahrg. 64. Bd. I, H. 3. 1898.
- XXVII. — Über württembergische Collembola. Jahresber. Ver. vaterl. Naturkunde in Württemberg. 1900.
- XXVIII. J. SCHÖEDTE, Bidrag til den underjordiske Fauna. Afhandl. Dansk. Vidensk. Selsk. ser. 5. 1849. F. II.
- XXIX. H. SCHÖTT, Etudes sur les collemboles du nord. Bihang K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. XXVIII, Afd. IV, Nr. 2. 1902.
- XXX. — Zur Systematik und Verbreitung paläarktischer Collembola. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. XXV, Nr. II. 1893.

- XXXI. J. SCHWABE, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Bibliotheca zoologica. Bd. XX, H. 50. 1906.
- XXXII. T. TULLBERG, Sveriges Podurider. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. X, Nr. 10. 1872.
- XXXIII. H. UZEL, Thysanura Bohemiae. Veštňika Královské české společnosti náuk. (Sonderabdruck.)
- XXXIV. H. VIALLANES, Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux etc. Vme. mémoire: Le cerveau du criquet. Ann. des sciences naturelles. Zoologie. T. IV, Nr. 1/3. 1887.
- XXXV. — Etudes histologiques etc. Vme. mémoire. Ann. sc. nat. Zoologie. T. XIV, Nr. 4/6. 1893.
- XXXVI. E. WAHLGREN, Apterygoten aus Ägypten und dem Sudan usw. Results of the Swedish zoological expedition to Egypt and the White Nile 1901. 1906.
- XXXVII. — Svensk Insektfauna. 1907.
- XXXVIII. V. WILLEM, Les yeux et les organes postantennaires des collemboles. Extrait des Ann. Soc. Ent. Belg. T. XLI. 1897.
- XXXIX. V. WILLEM, Recherches sur les collemboles et les thysanoures. Mém. couronn. et mém. sav. étr. T. LVIII. 1900.
- XL. — La position des anurophoriens dans la classification des collemboles. Extrait des Ann. Soc. Ent. Belg. T. XLVII. 1902.
- XLI. H. ÅGREN, Lappländische Collembola. Arkiv för zoologi. 1904.
- XLII. — Diagnosen einiger neuen Achorutiden aus Schweden. Entomologisk Tidskrift Årg. XXIV, Häft 2—3. 1903.
- XLIII. Zur Kenntnis der Apterygotenfauna Südschwedens. Stettiner Entomol. Zeitschrift. 1903.

Namenabkürzungen (im Texte vorkommende Abkürzungen der Autornamen).

Bek. = BECKER; DT. = DALLATORRE; Lubb. = LUBBOCK; Tullb. = SCHÄFFER;  
CB. = BÖRNER; L. = LINNÉ; Nic. = NICOLET; Schäff. = TULLBERG.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Allgemeingültige abgekürzte Bezeichnungen.

<i>ad</i> , Adductor mandibulae;	<i>bk</i> , buckelartiger Vorsprung des Sinneszellenhaufens;
<i>an</i> , Antenne;	<i>bo</i> , Öffnung am Grunde des Basalhöckers;
<i>amb</i> , Antennenbasis;	<i>c</i> , Calycees;
<i>as</i> , Ansatzstelle der Chitinschne;	<i>ch</i> , Chitinschicht;
<i>asl</i> , medianer Ausläufer des Postantennalfeldes;	<i>cl</i> , Cornrealinsen der beiden vorderen Ommata;
<i>ass</i> , halbkreisförmiger Ausschnitt am Grundteile des Basalhöckers;	<i>co</i> , centrale Öffnung;
<i>be</i> , basale ringförmige Erhebung;	<i>drz</i> , Drüsenzelle des Innenlappens der Speicheldrüse;
<i>bh</i> Basalhöcker (centraler Teil des Haupthöckers);	

- dt.* distaler Teil des Sinneszellenhaufens;  
*eh.* höckerförmiger Vorsprung des Sinneszellenhaufens;  
*fl.* basale Einschnürung des Postantennalhöckers;  
*fr.* Stirn;  
*ft.* Zellenfortsatz;  
*fz.* Nervenfaserszüge der Postantennalorganzellen;  
*fz.* faserförmige Zelle am Hinterende des Sinneszellenhaufens;  
*g.* Gehirn;  
*gbh.* Grundteil des Basalhöckers;  
*ggs.* Oberschlundganglion;  
*gn.* Wange;  
*ha.* hinterer Ausläufer der Medianzelle;  
*hch.* Chitinlage des Haupthöckers;  
*hd.* Hypoderm;  
*hdz.* Hypodermzelle;  
*hh.* Haupthöcker;  
*k.* Kern;  
*kb.* Keulenborste;  
*kl.* Klumpen der Zwischensubstanz in den Sinneszellen;  
*ll.* Seitenlappen des Protocerebron;  
*lo.* Schlappen des Gehirns;  
*lpr.* Protocerebrallappen;  
*ma.* medianer Ausläufer;  
*mg.* Gelenk der Mandibel;  
*nan.* Antennennerv;  
*nj.* Nervenfasern der Sinneszellen des Postantennalorgans;  
*nh.* Nebenhöcker des Postantennalorgans;  
*no.* Schnerv;  
*paf.* Postantennalfeld;  
*pf.* Plasmafasern der Sinneszellen;  
*ph.* Schlund;  
*phu.* vordere periphere Lappen (Höcker) des Haupthöckers;  
*phu<sub>1</sub>.* abnorm gestalteter peripherer Höcker;  
*phk.* peripherer Lappen (Höcker) des Haupthöckers;  
*php.* hintere periphere Lappen des Haupthöckers;  
*php<sub>2</sub>.* abnorm gestalteter, zweigeteilter peripherer Höcker;  
*pt.* proximaler Teil des Sinneszellenhaufens;  
*qb.* Querbalken des Sinneszellenhaufens;  
*ql.* Querleiste am Dache des Postantennalhöckers;  
*qr.* Rinne;  
*r.* Rinne am Sinneszellenhaufen;  
*rd.* Umwallung des Postantennalfeldes;  
*rp.* Retinapigment;  
*sau.* Seitenauge;  
*saz.* Seitenanhäufung v. Ganglienzellen;  
*se.* Endteil des Tentoriumarmes;  
*sh.* Schutzhaar;  
*sp.* lappenartige Spitze des Sinneszellenhaufens;  
*sr.* Seitenrand (Außenrand) des Postantennalfeldes;  
*st.* Achsenkanal der stielartigen Basis des peripheren Höckers;  
*sz.* Sinneszelle des Postantennalorgans;  
*t.* Tentorium;  
*tr.* Strang dünner Tracheenzweige;  
*trc<sub>1</sub>* } Tracheeneapillare;  
*trc<sub>2</sub>* }  
*u.* Unterrand des Sinneszellenhaufens;  
*v.* Scheitel;  
*va.* vorderer Ausläufer der Medianzelle;  
*vr.* Vorderrand (Medianrand) des Postantennalfeldes;  
*vz.* Vorderzelle des Sinneszellenhaufens;  
*z.* Hypodermzelle des Haupthöckers;  
*zk.* Vorsprung am Innenrande des Chitininges;  
*zp.* Läppchen des Gehirns, von dem die Nervenfasern der Sinneszellen ihren Ursprung nehmen;  
 \*, Stelle der gegenseitigen Berührung des Schlappens und des Sinneszellenhaufens;  
 ↑ Richtung der Hauptachse des Kopfes (die Pfeilspitze gegen das Vorderende gerichtet);  
 ^ rechts von der Hauptachse gelegenes abgebildet;  
 ^ links von der Hauptachse gelegenes abgebildet;  
 ^ beide Hälften abgebildet.

Sämtliche Abbildungen sind mit Hilfe des ABBÉschen Zeichenapparates bei Anwendung eines ZEISSschen Mikroskops und ZEISSschen achromatischen und apochromatischen Linsensystemen entworfen.

## Tafel XI.

Fig. 1. Obenansicht des Kopfes von *Podura aquatica* L. Oc. 3, Ob. B.achr. Vergr. 115. ↑

Fig. 2. Vorderteil des Kopfes von *Podura aquatica* L.; präorbitaler Teil der Stirn ausgeschnitten. Oc. 1, Ob. DD.achr. Vergr. 175. ↑

Fig. 3. Obersehndganglion und Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Podura aquatica* L. von oben gesehen. Komp.-Oc. 2. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. Vergr. 250. ↑

Fig. 4. Schräger Längsschnitt durch den Kopf von *Podura aquatica* L. Oc. 1. Ob. DD. ↑

Fig. 5. Schnitt durch die Querrinne und Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Podura aquatica* L. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. Vergr. 500. ↑

Fig. 6. Schnitt durch den Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Podura aquatica* L. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 7. Postantennalfeld von *Hypogastrura viatica* (Tullb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. Vergr. 1000. ↑

Fig. 8. Haupthöcker des Postantennalorgans von *Hypogastrura viatica* (Tullb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 9. Postantennalfeld von *Hypogastrura uniuuiculata* (Tullb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↗

Fig. 10. Postantennalfeld von *Hypogastrura purpurascens* (Lubb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 11. Postantennalfeld und Seitenauge von *Hypogastrura mosquensis* (Bek.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 12. Postantennalfeld von *Hypogastrura mosquensis* (Bek.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 13. Senkrechter Schnitt durch den Nebenhöcker von *Hypogastrura viatica* (Tullb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 14. Senkrecht zur Körperoberfläche durch den Haupthöcker von *Hypogastrura viatica* (Tullb.), geführter Schnitt. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 15. Schräger Längsschnitt durch das Postantennalfeld von *Hypogastrura mosquensis* (Bek.) geführt. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 16. Idem; nächster Schnitt. Vergrößerung dieselbe. ↑

Fig. 17. Linke Hälfte des Obersehndganglions von *Hypogastrura mosquensis* (Bek.) von oben gesehen; Sinneszellenhaufen (szh) auf 90° in der Richtung

des Uhrzeigers um seine Achse gedreht, wodurch die lappenartige Spitze (*sp*) zu sehen ist. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 18. Haupthöcker und Nebenhöcker des Postantennalorgans von *Hypogastrura purpurascens* (Lubb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 19. Grundteil des Haupthöckers von *Hypogastrura purpurascens* (Lubb.) samt Umriß der peripheren Blasen. Vergröß. dieselbe. ↑

Fig. 20. Abnorm ausgebildeter Haupthöcker des Postantennalorgans von *Hypogastrura viatica* (Tullb.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 21. Obenansicht des Kopfes von *Onychiurus armatus* (Tullb.). Oc. 2. Ob. B. achr. Vergr. 80. ↑

Fig. 22. Postantennalfeld von *Onychiurus armatus* (Tullb.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 23. Senkrecht zur Kopfoberfläche, quer durch die Postantennalrinne von *Onychiurus armatus* (Tullb.) geführter Schnitt. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 24. Idem. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Immers. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 25. Das Postantennalfeld von *Onychiurus armatus* (Tullb.) von innen gesehen. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 26. Senkrecht zur Kopfoberfläche, quer durch die Postantennalrinne von *Onychiurus fimetarius* (L.) geführter Schnitt. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 27. Oberschlundganglion und beide Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Onychiurus fimetarius* (L.) von oben gesehen. Komp.-Oc. 2. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 28. Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Onychiurus fimetarius* (L.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 29. Postantennalfeld von *Onychiurus okaënsis* (Bek.). Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↘

Fig. 30. Postantennalfeld von *Onychiurus fimetarius* (L.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↘

Fig. 31. Postantennalorgan von *Schoettelodes quadrilobatus* Bek. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 32. Postantennalorgan und Seitenaug von *Xenyllodes lamellifer* Axelson. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

Fig. 33. Postantennalorgan von *Schoettella sensibilis* Schött in schräger Ansicht. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. ↑

## Tafel XII.

Fig. 34. Postantennalorgan von *Anurophorus laricis* Nic.; frontaler Schnitt durch den Kopf. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 35. Senkrechter Schnitt durch den Postantennalhöcker von *Folsomia fimetaria* (L.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 36. Postantennalhöcker von *Isotoma viridis* Bourlet. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 37. Idem. Vergrößerung, dieselbe. 

Fig. 38a. Postantennalhöcker und Sinneszellen von *Isotoma viridis* Bourlet; frontaler Schnitt durch den Kopf. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 38b. Senkrechter Schnitt durch den Postantennalhöcker von *Isotoma viridis* Bourlet. Vergrößerung dieselbe.

Fig. 39. Grundteil des Postantennalhockers von *Isotoma viridis* Bourlet. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 40. Frontaler Schnitt durch den Kopf von *Tomocerus vulgaris* (Tullb.). Oc. 3. Ob. B. achr. 

Fig. 41. Idem. Vergrößerung dieselbe. 

Fig. 42. Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans von *Tomocerus vulgaris* (Tullb.) und seine Lage an der Antenne; Zupfpräparat. Oc. 4. Ob. B. achr. Vergr. 140. 

Fig. 43. Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans und Schlappen von *Tomocerus longicornis* (Müller). Oc. 1. Ob. E. achr. Vergr. 270. 

Fig. 44. Sinneszelle des Postantennalorgans von *Tomocerus longicornis* (Müller); versilbert nach RAMÓN Y CAJAL. Komp.-Oc. 8. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 45. Hypodermzelle der Keulenborste von *Sminthurus fuscus* (L.) von der Körperhöhle aus gesehen. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 46. Keulenborste von *Sminthurus fuscus* (L.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr.

Fig. 47. Keulenborste von *Sminthurus fuscus* (L.) im Längsschnitt. Vergrößerung dieselbe.

Fig. 48. Teil eines Frontalschnittes durch den Kopf von *Dicyrtomina minuta* (Fabr.) var. *flavosignata* (Tullb.). Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 49. Postantennalfeld von *Pseudachorutides Bogoyawlensky* Bck. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 50. Rechte Hälfte des Oberschlundganglions von *Achorutes (Neanura) muscorum* Templ., samt Sinneszellenhaufen des Postantennalorgans. Komp.-Oc. 4. Ob. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1,30 apochr. 

Fig. 51. Längsschnitt durch den Sinneszellenkegel und das angrenzende Integument von *Achorutes muscorum* Templ. Oc. 1. Ob. E. achr.

# Untersuchungen über einige neue C

Von

V. Dogiel.

(St. Petersburg, Zootomisches Institut der Univer

Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIII, XIV

Die nachstehende Arbeit bildet die Fortsetzu LXXXIX. Bande dieser Zeitschrift (1908) erschienen . Auffinden zweier *Haplozoon*-Arten im Darne von *Travisia* und *Nicomache lumbricalis* Fabr. veranlaßte mich zu daß die genaue Untersuchung einer großen Anzahl verschiedener Polychätenarten uns mit neuen Formen dieser interessanten Gruppe tierischer Parasiten bekannt machen würde. Mit dieser Absicht begab ich mich im Sommer des Jahres 1907 nach der Biologischen Station von Trondheim, wo ich etwa einen Monat zubrachte. Meine Erwartungen bestätigten sich vollauf, da es mir selbst in dieser kurzen Zeit gelungen ist, vier neue Arten der Gattung *Haplozoon* aufzufinden.

Der Fjord von Trondheim bildet einen der bequemsten Plätze für die Untersuchung nordischer Anneliden. Er ist außerordentlich reich an Polychäten (bis zu 120 Arten nach BIEDENKAP [2]); dieser Reichtum an Formen wird durch die intermediäre Lage des Fjordes bedingt, welcher eine Zone darstellt, wo sich die südliche Fauna Norwegens mit dessen nördlicher Fauna vermischt.

Die biologische Station zu Trondheim ist für wissenschaftliche Arbeiten auf das beste eingerichtet, und ihr Leiter, Herr Dr. OLAF NORDGAARD, gewährt den zugereisten Naturforschern die freundlichste Hilfe und Unterstützung bei ihren Arbeiten; ich gestatte mir, Herrn Dr. NORDGAARD dafür auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Ich habe mich dazu entschlossen, in die vorliegende Arbeit auch einige Beobachtungen an *Siedleckia* Caull. et Mesn. und *Gymnodinium*

*pulvisculus* Pouchet aufzunehmen, indem diese Formen einerseits eine rein morphologische Ähnlichkeit mit den Catenata aufweisen, anderseits aber (*G. pulvisculus*) vielleicht in genetischen Beziehungen zu denselben stehen.

Die angewandten Untersuchungsmethoden sind annähernd die gleichen wie bei der vorhergehenden Arbeit, auf welche ich die sich hierfür interessierenden Leser verweise.

Die neuen *Haplozoon*-Arten wurden im Darne von *Terebellides strömii* Sars und *Aricia norvegica* M. Sars gefunden, ferner im Darne von zwei Polychäten aus der Familie der Maldanidae, deren genauere Bestimmung mir nicht gelungen ist, indem ich von einer jeden dieser Formen nur zwei oder drei Exemplare besaß, die bei dem Aufsuchen der Parasiten gänzlich zerstört wurden.

Ich gehe nunmehr zu der Beschreibung der neuen Arten über. Die bei der Beschreibung angewandten Ausdrücke und Bezeichnungen stimmen mit den in meiner ersten Arbeiten über die Catenata (6) gebrauchten vollständig überein.

*Haplozoon delicatulum* n. sp.

(Tafel XIII. Fig. 1—5.)

Diese Art wurde in dem Darm einer nicht näher bestimmten Polychäte aus der Familie der Maldanidae gefunden. Sie stimmt in mancher Hinsicht mit dem schon früher (6) beschriebenen *H. lineare* überein; so ist z. B. die Kopfzelle auch bei *H. delicatulum* mit zahlreichen Ersatzstilettten versehen, während die sich neu bildenden Zellen durch senkrecht zur Längsachse des Körpers verlaufende Scheidewände von der Kopfzelle abgegrenzt sind. Der dünne, zarte Körper ist stark in die Länge gestreckt und nimmt nach seinem Hinterende zu nur sehr allmählich an Breite zu.

Die Kopfzelle (Taf. XIII, Fig. 2) enthält einen Kern, der in ihrer hinteren Partie gelegen ist. Im Plasma des vorderen Teiles der Kopfzelle liegen zahlreiche Ersatzstilettte zerstreut. Ein großer Teil der Stilette liegt zu zwei Häufchen zusammengedrängt, von denen das eine weiter vorn, an der Basis des tätigen Stiletts (*st*) liegt, das andre dagegen, welches mehr Stilette enthält, näher bei dem Kern. Die Stilette dieser zwei Häufchen sind während des Ruhezustandes der Kopfzelle mehr oder weniger parallel zu deren Längsachse angeordnet. Außerhalb dieser beiden Häufchen liegt ein Teil der Ersatzstilettte ohne bestimmte Ordnung über die ganze Kopfzelle zerstreut, wobei die einzelnen Stilette die allerverschiedensten Lagen einnehmen.

Der Bau und die gegenseitige Anordnung der übrigen Bestandteile der Kopfzelle sind etwa die gleichen, wie bei *H. armatum*. Die Vorderfläche der Kopfzelle ist abgestumpft und sogar etwas eingedrückt; aus derselben streckt sich, in der Nähe ihrer dorsalen Kante, das tätige Stilett hervor, während die Öffnung für den Durchtritt der Pseudopodien näher zur Ventralseite der vorderen Fläche dieser Zelle liegt. Die contractilen Fasern liegen an den lateralen Seiten der Kopfzelle (vgl. das Schema im Texte meiner vorhergehenden Arbeit über die *Catenata*) und sind bei *H. delicatulum* sehr schwer zu unterscheiden. Um fernerhin Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich gleich hier bemerken, daß eine ähnliche Anordnung der erwähnten Organe allen *Haplozoon*-Arten zukommt.

Bei der Betrachtung der Hülle der Kopfzelle, von deren Oberfläche aus, bemerkt man auf derselben eine Aufeinanderfolge von schmalen Längsrippen mit dazwischen liegenden schmalen Furchen. Diese Rippen sind vorzugsweise in dem vorderen Teil der Kopfzelle ausgebildet, während ihr hinterer Abschnitt sowie die Hüllen aller übrigen Zellen des Körpers keine derartigen Rippen aufweisen.

Führt die Kopfzelle energische Krümmungen und Kontraktionen aus, so treten auf ihrer Hülle auch zahlreiche Querrunzeln auf, durch welche eine jede Längsrippe in aufeinander folgende Erhebungen und Einsenkungen zerlegt wird. Die Kombination der Querrunzeln mit den Längsrippchen ruft den Eindruck hervor, als wäre die Kopfzelle von einer Menge kurzer Dornen oder Höckerchen (den erhabenen Abschnitten der Rippen) bedeckt, welche in Querreihen angeordnet liegen (entsprechend den Querrunzeln).

Die Kopfzelle schnürt durch periodisch erfolgende Teilungen nach hinten zu immer mehr neue Zellen ab, welche wiederum zur Teilung befähigt sind und den übrigen Körper des Tieres bilden. Diese Zellen sind in einer Längsreihe angeordnet, so daß der Körper des Tieres ein gegliedertes Aussehen annimmt und in seinem allgemeinen Habitus an die Strobila der Cestoden erinnert. Die sich von der Kopfzelle abschnürenden Teilungsprodukte sind von ersterer, wie auch voneinander, durch genau senkrecht zur Längsachse des Körpers stehende Scheidewände getrennt, wodurch *H. delicatulum* ganz an *H. lineare* erinnert. Nur einige der vordersten, d. h. der jüngsten »Glieder« des Körpers, welche der Kopfzelle am nächsten liegen, bleiben einzellig. Weiter nach hinten zu (Fig. 1) besteht ein jedes »Glieder« schon aus zwei Zellen, welche in der dorsoventralen Ebene in einer Querreihe liegen. Bei noch älteren Individuen bestehen einige der letzten »Glieder« bereits

aus je vier Zellen (Fig. 2); bei einem besonders großen Exemplar fand ich sogar den Beginn einer Bildung von achtzelligen Gliedern (Fig. 2). Die Glieder werden auf die Weise mehrzellig, daß die ursprünglich einzige Zelle des Gliedes sich in der dorsoventralen Ebene senkrecht zur Längsachse des Tieres teilt, wodurch das Glied zweizellig wird. Darauf teilen sich seine beiden Zellen in derselben Ebene und in derselben Richtung, wodurch das Glied zu einem vierzelligen wird.

Wie aus unsern Abbildungen (Fig. 1—3) zu ersehen ist, sind die beiden Zellen eines jeden zweizelligen Gliedes nicht genau in einer Querlinie angeordnet, sondern derart, daß die eine derselben etwas näher zum Vorderende des Tieres liegt als die andre; in den vierzelligen Gliedern liegen ebenfalls zwei Zellen etwas mehr nach vorn, als die zwei übrigen Zellen. Hieraus geht hervor, daß schon bei *H. delicatulum*, wenn auch in schwachem Maße, die gleiche Tendenz zur Verlagerung und Abschrägung der »Glieder« in bezug auf die Längsachse zutage tritt, wie sie bei *H. armatum* so deutlich ausgesprochen ist.

In allgemeinen aber ist *H. delicatulum* jedoch gleichsam ein *H. lineare*, bei welchem die hinteren Zellen die Fähigkeit erlangt haben, sich in der dorsoventralen Ebene mit längsgerichteten Scheidewänden zu teilen.

Bisweilen entstehen durch rascheres Eintreten der Längsteilung bei den Zellen einiger Glieder Exemplare, die Abweichungen in der Art der nachstehenden aufweisen: auf dem einen meiner Präparate ist zu erkennen, daß auf die Kopfzelle sechs einzellige Glieder folgen; hierauf kommt ein zweizelliges siebentes Glied, das achte und neunte Glied ist wieder einzellig, während das zehnte und alle darauffolgenden wiederum aus zwei Zellen bestehen. Wir haben es demnach bei dem betreffenden Exemplar mit einer Beschleunigung der Längsteilung im siebenten Segment zu tun, oder, was das gleiche ist, mit einer Verzögerung dieser Teilung im achten und neunten Glied. Diese Erscheinung gelangt bei zweien der zwölf zu meiner Verfügung stehenden *H. delicatulum* zur Beobachtung.

Die Größe der von mir untersuchten Exemplare von *H. delicatulum* schwankt zwischen 150 und 250  $\mu$ . Junge Stadien dieser Art habe ich nicht finden können; das kleinste Exemplar bestand aus 13 Gliedern, während die Zahl der Glieder bei den größten Exemplaren bis zu 50 betrug.

Bei den meisten Exemplaren von *H. delicatulum*, wie auch der andern Arten, zeichnen sich die hintersten Körperzellen *intra vitam* durch ihre Undurchsichtigkeit aus und sind mit runden Körnchen dicht

angefüllt. Bei einigen Individuen jedoch (Fig. 2), waren die hintersten Zellen recht durchsichtig und enthielten nur eine sehr beschränkte Anzahl von Körnern in ihrem Plasma. Die Zellen der hinteren Glieder reißen sehr leicht vom Körper ab, worauf man, abgesehen von direkten Beobachtungen, auch aus dem Bau einiger untersuchten Exemplare schließen darf: so enthält das letzte Glied nicht selten statt vier Zellen deren nur zwei (Fig. 2); dies bedeutet, daß die beiden übrigen Zellen abgefallen sind.

Während der Untersuchung unter dem Deckglas oder bei unvorsichtigem Herausfischen der Parasiten mit der Pipette, reißen nicht selten bis zu zehn Zellen und mehr gleichzeitig vom hinteren Körperende ab. Ob eine solche massenhafte Abtrennung von Fortpflanzungselementen auch unter normalen Bedingungen stattfindet, vermag ich nicht zu sagen.

Was den feineren Bau der Kerne und den Charakter ihrer Teilung betrifft, so konnten diese Einzelheiten bei *H. delicatulum* nur ungenügend untersucht werden, und zwar hauptsächlich wegen Mangels an Objekten, zum Teil aber auch wegen der mangelhaften Differenzierung der Kerne dieser Art bei Anwendung verschiedener Färbemittel. Es ist hervorzuheben, daß das Verhalten der Kerne den Kernfärbemitteln gegenüber bei den verschiedenen Arten der Gattung *Haplozoon* ein sehr verschiedenes ist. Während die Chromosomen von *H. armatum* durch Safranin prächtig differenziert werden, wobei sie in Gestalt scharf ausgesprochener roter Fäden auf dem gelblichen Grunde des Plasmas hervortreten, gelang es bei *H. delicatulum* nur auf einem einzigen Präparat, eine ähnliche Färbung zu erzielen; bei *H. lineare* dagegen bleibt diese Färbung stets aus; das Plasma färbt sich hier ziemlich intensiv rosa, das Chromatin hingegen bleibt recht blaß, bisweilen heller gefärbt, als das Plasma. Andre Farbstoffe, wie Alaunkarmin und DELAFIELD'sches Hämatoxylin, geben niemals so scharfe Bilder wie Safranin.

Wie bei allen Catenata befinden sich die Kerne aller Zellen beständig im Zustand mitotischer Teilung. Die Teilungsachse des Kernes der Kopfzelle steht parallel zur Längsachse des Körpers. Die Teilung in den Zellen der zweizelligen Glieder erfolgt in verschiedener Weise, bald in der Längs-, bald in der Querrichtung (Fig. 3). Solche Bilder sprechen dafür, daß die durch Abtrennung von der Kopfzelle entstandene Körperzelle ihre erste Teilung in einer senkrecht zur Längsachse des Körpers verlaufenden Richtung durchmacht und ein zweizelliges Glied bildet; ihre erste Teilung dient demnach nur zur Erweiterung, nicht aber zur Verlängerung des Körpers. Da jedoch zwischen

dem ersten zweizelligen Glied und der Kopfzelle fünf bis sechs bis zehn einzellige Glieder liegen, so ist anzunehmen, daß diese erste Teilung der Körperzelle sehr lange andauert, indem die Kopfzelle während dieser Teilung weitere fünf bis zehn neue Zellen von sich abgeben kann. Die Zellen der zweizelligen Glieder vergrößern den Körper durch ihre Teilungen sowohl in der Längsrichtung als auch in die Breite. Bisweilen verläuft die Sache so, daß beide Zellen des Gliedes sich zuerst der Quere nach teilen, wobei sie ein neues zweizelliges Glied bilden. Sodann teilen sich ihre Kerne in einer zur Längsrichtung des Körpers senkrechten Ebene, allein es erfolgt keine Teilung des Plasmas; auf diese Weise bilden sich in jeder Zelle des Gliedes je zwei Kerne, welche auf gleicher Höhe liegen. Hierauf teilen sich diese beiden Kerne in einer mit der Längsachse des Körpers übereinstimmenden Ebene; auf die Teilung der Kerne folgt eine Querteilung des Plasmas, was wiederum zur Bildung zweier Glieder aus einem einzigen führt. In den Zellen eines oder mehrerer der letzten Glieder des Körpers eilt die Kernteilung der Teilung des Plasmas bisweilen so sehr voraus, daß diese Zellen vierkernig werden (Fig. 3). Übrigens ist diese Erscheinung durchaus nicht beständig; so enthalten z. B. die Zellen der letzten Glieder bei den auf Fig. 2 abgebildeten Exemplaren nur je einen Kern. Eine derartige Unbeständigkeit in der Teilung der Kerne werden wir auch bei einer andern Art, und zwar bei *H. ariciae* zu vermerken haben, wo ich auch ausführlicher auf diese Erscheinung eingehen werde.

Was den Charakter der Mitose betrifft, so stimmt er mit demjenigen bei *H. armatum* überein.

*Haplozoon ariciae* n. sp.

(Tafel XIII. Fig. 6–11, Tafel XIV, Fig. 29.)

Diese Art parasitiert im Darne von *Aricia norvegica* M. Sars. Ich habe dieselbe in allen von mir geöffneten Exemplaren von *Aricia* gefunden, und zwar stets in großer Anzahl.

*H. ariciae* gehört zu einer andern Gruppe der *Haplozoon*-Arten, als das soeben beschriebene *H. delicatulum* und *H. lineare*. Gleich *H. armatum* besitzt diese Art nur ein einziges Stilet und, was noch wesentlicher ist, die Scheidewände zwischen den Zellen ihres Körpers stehen nicht senkrecht zur Längsachse des Körpers, sondern schneiden dieselbe unter einem spitzen Winkel. Dieser Winkel ist jedoch bei *H. ariciae* etwas stumpfer, als bei *H. armatum*; er nähert sich demnach dem Winkel von 90°, worin eine gewisse Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *H. delicatulum* und *H. lineare* zu erkennen ist.

Die Dimensionen von *H. ariciae* sind sehr gering: die größten Exemplare erreichen kaum 200  $\mu$  Länge, und dem entspricht auch die Zusammensetzung ihres Körpers aus einer sehr geringen Anzahl von Zellen. Die mir vorliegenden Exemplare enthalten 6—17 Zellen. Es ist übrigens sehr wohl möglich, daß die Parasiten bisweilen auch größere Dimensionen erreichen können, indem alle *Haplozoon*-Arten in dieser Hinsicht stark variieren.

Die Kopfzelle ist stark in die Länge gezogen und in der Mitte meist halsartig eingeschnürt. Das Stilett und die Muskeln weisen keine erwähnenswerten Eigenschaften auf. Einen charakteristischen Einschluß der Kopfzelle von *H. ariciae* bilden ziemlich umfangreiche, farblose Klümpchen von unregelmäßig kugelförmiger Gestalt. Die Kopfzelle enthält ein oder zwei solcher Gebilde, welche von Osmiumsäure geschwärzt werden. Leider haben diese Klümpchen während der schwachen Erwärmung, welcher ich die Präparate vor meiner Abreise aus Trondheim behufs rascheren Trocknens unterwerfen mußte, ihre Färbung verloren und sind darauf verschwunden, leere Stellen hinterlassend. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier mit Fettanhäufungen zu tun; für eine solche Eigenschaft der Klümpchen spricht auch der durch Sudan erzielte zweifellose Nachweis von fettähnlicher Substanz in den übrigen Zellen des Körpers; in allen, oder doch in vielen Zellen von *A. ariciae* gelangen nämlich im Plasma Anhäufungen farbloser, länglicher oder stäbchenförmiger Körperchen zur Beobachtung (Fig. 8 *F*); viel seltener besitzen diese Gebilde eine unregelmäßig abgerundete Gestalt. Die soeben beschriebenen Körperchen färben sich mit Sudan orangerot, mit Osmiumsäure braun, während sie bei dem Erwärmen verschwinden. Bei dem Absterben treten im Körper des Tieres ganze Fetttröpfchen auf, welche rasch an Größe zunehmen. Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß bei *H. ariciae* das Fett die Rolle der Reservenährsubstanzen übernimmt. Bei keiner andern Art der Gattung *Haplozoon* gelang es mir, die Anwesenheit von Fett nachzuweisen.

In der Kopfzelle ist nur ein einziger Kern vorhanden; gleich allen übrigen Kernen des Tieres befindet er sich fortwährend im Zustand der Teilung. Die große Zahl von Chromosomen, ihre Anordnung, die Anwesenheit großer Attraktionssphären (Fig. 10 *Psph*), die oberflächliche Lage der Karyosome und deren direkte Teilung durch Einschnürung, alle diese Erscheinungen erinnern außerordentlich an die Mitose bei *H. armatum*. Um sich hiervon zu überzeugen, genügt es, die Fig. 9, 10 und 11 mit den Fig. 27, 30 und 44 meiner vorhergehenden Arbeit (6) zu vergleichen. Die Chromosomen von *H. ariciae* sind etwas dicker, als

diejenigen von *H. armatum*, wobei schon an lebenden Objekten die Ähnlichkeit des Baues der Kerne von *Haplozoon* mit der »parallel-faserigen Struktur« der Peridineenkerne deutlich zutage tritt. Einige Bilder stellen fast genaue Kopien der Verhältnisse dar, wie ich sie bei vielen Gymnodinaceae beobachtet habe.

Um den Kern herum liegen in dem Plasma der Kopfzelle bisweilen kleine Körner zerstreut, welche sich mit Safranin stark färben (Fig. 10) und höchstwahrscheinlich den Chromidialapparat darstellen. Derartige Einschlüsse habe ich schon früher für *H. armatum* nachgewiesen.

Auf die Kopfzelle folgen sechs bis sieben in einer Reihe angeordnete Zellen. Die Länge einer jeden dieser Zellen beträgt etwa die Hälfte ihrer Breite (von der Dorsal- zur Ventralseite gemessen). Ein großer Teil der Zelle wird von dem Kern eingenommen, der nur von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben ist. Der Kern befindet sich meistens im Stadium des Diasters, wobei seine Längsachse beinahe mit der Längsachse der Zelle übereinstimmt. Die Teilung des Karyosoms geht häufig bedeutend rascher vor sich, als diejenige der Chromosomen, indem an der Peripherie beider Diasterhälften bereits je ein Karyosom zu bemerken ist. Bisweilen schreitet jedes Tochterkaryosom bereits auf dem Stadium des Diasters zu einer neuen Teilung (Fig. 11). Bezüglich dieser Abweichungen muß ich bemerken, daß ich überhaupt, sowohl bei der Teilung der Kerne von *Haplozoon*, wie auch bei der Entwicklung der Gymnodiniaceae (5) in dieser Beziehung recht beträchtliche Variationen bei verschiedenen Individuen ein und derselben Art beobachtet habe. Auch BORGERT beschrieb kürzlich (3) bei *Aulacantha* mehrere Teilungsweisen des Kernes, wobei er geneigt ist, die eine derselben für die Folge einer individuellen Variation anzusehen; und zwar kommt die Teilung durch »Kernfurehung« augenscheinlich bei Individuen »mit geringer Lebenskraft« vor. Ich vermute, daß die oft recht beträchtlichen Variationen in der Entwicklung verschiedener Tiere viel häufiger anzutreffen sind, als man dies für gewöhnlich anzunehmen pflegt, und daß die Natur in dieser Hinsicht viel mehr Spielraum zuläßt, als manche Forscher dies tun, welche bei der Darlegung ihrer Untersuchungen die beobachteten Vorgänge gleichsam unwillkürlich schematisieren und einige von der Norm abweichende Erscheinungen unerwähnt lassen. Und doch wäre die Mitteilung gerade solcher Tatsachen außerordentlich nützlich. Stellt eine derartige Variabilität in der Entwicklung eine allgemeine Erscheinung dar, so ist sie sehr geeignet, die Plastizität der embryonalen Zellen von neuem zu bestätigen; durch die Plastizität können aber wiederum

viele Erscheinungen aus dem Gebiet der experimentellen Embryologie und der Regeneration erklärt werden, so z. B. die Fähigkeit irgend eines Organs auf zwei oder drei verschiedene Weisen zu regenerieren; in kleinerem Maßstabe findet dasselbe auch bei der normalen Entwicklung statt.

Eine jede der erwähnten sechs oder sieben Zellen stellt augenscheinlich, gleich den Zellen der vorderen Glieder von *H. delicatulum*, ein direktes Teilungsprodukt der Kopfzelle dar, und ihr Kern bleibt lange Zeit hindurch im Stadium des Diasters, ohne sich weiter zu teilen (ähnlich wie bei den Peridineen der Kern fortwährend auf einem etwas früheren Teilungsstadium verbleibt, während die Teilung des Plasmas erst nach langen Zeitintervallen erfolgt, und zwar stets in der Nacht).

Erst die siebente oder achte Zelle beginnt selbst eine Teilung zu erfahren, woher im hinteren Körperende von *H. ariciae* eine unregelmäßig zweireihige Anordnung der Zellen entsteht. Die Zelle teilt sich in der Weise in zwei Tochterzellen, daß die eine dieser letzteren nur an der dorsalen Körperseite ein breites freies Ende aufweist, die andre dagegen nur an der ventralen Körperseite (Fig. A). Wenn die dorsale (bzw. die ventrale) Tochterzelle die ventrale (bzw. dorsale) Körperseite auch erreicht, so ragt sie doch an dieser Fläche nur mit ihrem sehr schmalen Rande vor; meistens dringt jedoch jede Tochterzelle der dorsalen Reihe mit ihrer ventralen Seite keilförmig zwischen je zwei Zellen der ventralen Reihe ein, ohne die ventrale Fläche des Körpers zu erreichen; die ventralen Zellen dagegen dringen wiederum keilförmig zwischen je zwei dorsale Zellen ein. Viel deutlicher



Textfig. A.

übrigens als durch Worte läßt sich der Charakter der Anordnung dieser Zellen durch die schematisierte Zeichnung A verdeutlichen. Am hintersten Ende des Körpers wird die Anordnung der Zellen weniger regelmäßig (Fig. 9), und zwar weil dieselben fortfahren sich zu teilen. Dabei biegt sich das hintere Körperende von *H. ariciae* einigermaßen nach der Ventralseite um (Fig. 8 und 9).

Einige der hintersten Zellen des Körpers sind mit kleinen runden Körnchen angefüllt, weshalb sie bei lebenden Parasiten dunkel und undurchsichtig erscheinen. Das Chromatin der Chromosomen färbt sich, und zwar sowohl mit Safranin, wie auch mit Hämalaun in den Zellen des hinteren Körperendes viel intensiver als in denen des vorderen Endes, eine Erscheinung, welche bei allen Catenata zutage tritt. Im übrigen unterscheiden sich die Bilder der Kernteilung in den hinteren

Körperzellen in keiner Weise von denen im vorderen Teil des Körpers. Viererfiguren oder das Vorhandensein von zwei oder vier in der Teilung begriffener Kerne in einer Zelle (wie sie bei den früher beschriebenen Arten der Gattung *Haplozoon* beobachtet wurden), konnten hier nicht nachgewiesen werden.

Gleich *H. lineare* treten auch bei der uns beschäftigenden Art bei dem Eintreten ungünstiger Bedingungen oder vor dem Absterben eine Abrundung der Kerne sowie Veränderungen in deren Bau auf: das Bild des Diasters verschwindet, die Kernhülle wird deutlich sichtbar, und der Kern selbst nimmt eine netz-, oder richtiger gesagt, wabenförmige Struktur an; dabei verliert sich die Anordnung des Chromatins in Gestalt von Chromosomen, und dasselbe befindet sich jetzt nur noch in den Knotenpunkten und Kanten der Waben (Taf. XIV, Fig. 29). Es wird dadurch der Eindruck hervorgerufen, als wäre ein jedes Chromosom vacuolisiert, und die Gesamtheit dieser Vacuolen, die das Chromatin in ihren Wänden enthalten, stelle den ruhenden Kern dar.

Um die Abhängigkeit der besprochenen Abänderungen des Kernes von den verschiedenen äußeren Bedingungen festzustellen, stellte ich mehrere Versuche an; da diese letzteren indessen einstweilen noch recht lückenhaft sind, will ich mich darauf beschränken, deren Ergebnisse nur ganz kurz mitzuteilen. Für gewöhnlich wurden alle *Haplozoon*-Arten von mir intra vitam in Seewasser untersucht, d. h. in einer Flüssigkeit, welche beständig durch den Darm der Würmer hindurchgeht und daher das naturgemäße Medium für deren Parasiten darstellt. Wie sich herausstellte, ist die Lebensfähigkeit der verschiedenen Arten eine sehr verschiedene. Während von der Darmwand losgerissene *H. armatum* in einem Uhrgläschen mit Seewasser bisweilen bis zu 2 Tagen am Leben blieben, begannen *H. lineare* bereits nach  $1\frac{1}{2}$ —3 Stunden abzusterben, *H. macrostylum* und *H. obscurum* (deren Beschreibung weiter unten folgt) sogar noch früher. Ich will hier gleich bemerken, daß das Ausdauern der Parasiten offenbar in gewissem Zusammenhang mit der Lebensfähigkeit der Gewebe ihres Wirttieres steht. Die Zellen des aufgeschnittenen Darmes von *Travisia forbesi* blieben in Seewasser über 24 Stunden am Leben, wobei ihre Flimmerbewegungen andauerten; Stückchen des Darmes von *Nicomache lunbricalis* dagegen und von *Terebellides strömii*, gingen sehr bald in Verwesung über.

*H. ariciae* steht in bezug auf Zähigkeit gewissermaßen zwischen *H. armatum* und *H. lineare*; Individuen dieser Art blieben bei mir von 10 Uhr morgens bis 6 Uhr abends am Leben, waren aber bis zum Morgen des folgenden Tages bereits abgestorben. Für die Versuche

über die Veränderungen des Kernes änderte ich die Zusammensetzung des Seewassers, in welchem sich die Tiere befanden, indem ich dasselbe entweder mit fließendem Süßwasser verdünnte, oder aber eine bestimmte Quantität verschiedener Kochsalzlösungen hinzufügte. Es erwies sich, daß eine Verminderung der Konzentration des Seewassers viel schwächer auf die Tiere einwirkt, als eine Erhöhung derselben. So zeigten Exemplare von *H. ariciae* bei einer Verdünnung des Seewassers mit 10% Süßwasser keinerlei Veränderungen, weder im Kern noch in der Gestalt der Zellen. Ebenso konnten auch bei solchen Exemplaren keine Veränderungen bemerkt werden, welche 3 Stunden in einer Mischung von 20% Süßwasser und 80% Seewasser verblieben waren. Erst nach Beimischung von 40% Süßwasser begann letzteres eine schädliche Wirkung zu äußern; bereits nach halbstündigem Verweilen in einer solchen Mischung zeigten die Exemplare von *Haplozoon* gewisse Veränderungen: um diese Zeit fixierte Individuen bewahrten zwar die normale Gestalt ihrer Zellen, allein ihre Kerne rundeten sich etwas ab, und die fadenartige Anordnung des Chromatins begann undeutlich zu werden. Viel energischer, und in manchen Beziehungen in anderer Weise, wirkt eine erhöhte Konzentration des Seewassers. So gingen die Tiere bereits bei einem Zusatz von 2% Kochsalz zum Seewasser nach 1½ Stunden unter den gleichen Symptomen zugrunde, wie bei einer Beimischung von 40% Süßwasser zum Seewasser; ein unterscheidendes Merkmal bildete hier aber das Anschwellen und Abrunden nicht nur des Kernes, sondern auch der Zellen des Parasiten selbst (Taf. XIV, Fig. 29). Verbrachte man die Parasiten dagegen in eine Lösung von 10 oder 15% Kochsalz in Seewasser, so trat der Tod schon nach 3 Minuten ein. Dabei erfolgte ein völliger Zerfall des Tieres in die einzelnen Zellen, welche eine regelmäßig kugelförmige Gestalt annahmen; die Abrundung des Kernes und das Auftreten der wabenförmigen Struktur in demselben war bei derartigen Individuen am allerdeutlichsten ausgesprochen.

Ich weiß es nicht, wodurch der Widerspruch der hier beobachteten Erscheinungen mit den Tatsachen zu erklären ist, welche bezüglich der Plasmolyse der vegetabilischen Zellen festgestellt worden sind. Während für gewöhnlich bei Erhöhung der Konzentration des umgebenden Mediums der Inhalt der Zellen, welche mit einer Hülle umgeben sind, sich zusammenzieht und von letzterer absteht, sehen wir bei *Haplozoon* umgekehrt ein Anschwellen des Zellplasmas und ein Abrunden der Zellen. Andererseits sehen wir, daß die Zellen von *Haplozoon* bei Verdünnung des umgebenden Mediums, d. h. bei Herabsetzung

seines osmotischen Druckes, statt anzuschwellen, ihren früheren Umfang beibehalten.

*Haplozoon macrostylum* n. sp.

(Tafel XIV, Fig. 12–17.)

Diese große Art wurde nur zweimal und dabei in nur geringer Anzahl von Exemplaren im Darm einer nicht näher bestimmten Polyehäte aus der Familie der Maldanidae angetroffen. Junge Individuen habe ich nicht gesehen, indem alle beobachteten Exemplare bereits mehrere Dutzende von Zellen enthielten. Ihre Länge betrug 250–300  $\mu$ . Die Kopfzelle (Fig. 17) ist sehr groß und breit, dabei aber kurz, so daß sie häufig eine fast quadratische Gestalt besitzt. Die Cuticula der Kopfzelle weist, wie dies auch bei *H. delicatulum* der Fall ist, eine Längsrippenbildung auf, welche zeitweilig durch Kombination mit Querrunzeln (die bei Kontraktionen der Kopfzelle entstehen) den Eindruck hervorruft, als wäre die Oberfläche der Cuticula mit Reihen kleiner Höckerchen oder Dörnehen besetzt.

Die gesamte Kopfzelle ist von einer bedeutenden Anzahl sehr großer Ersatzstilette angefüllt, welche ohne bestimmte Ordnung in derselben zerstreut liegen und den Zellkern allseitig umgeben. Bei dem Studium der Bewegungen des einzigen tätigen Stilettes war zu bemerken, daß dasselbe von einer dünnen Hülle umgeben ist, welche wahrscheinlich eine Fortsetzung der Kopfzellencuticula darstellt. Nach gewissen Merkmalen zu schließen, zeichnen sich die Stilette durch sehr feste Konsistenz aus und sind dabei elastisch: so ließen sich einige Stilette auf dünnen Querschnitten durch die Kopfzelle (Fig. 15) von dem Messer nicht durchschneiden, sondern sprangen dabei aus dem Plasma heraus und legten sich ihrer ganzen Länge nach auf den Querschnitt, ein Verhalten, wie wir es häufig bei harten Einschlüssen in Paraffin eingebetteter Objekte sehen. Die Stilette werden von HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin ziemlich intensiv gefärbt; sie zeigen im Querschnitt eine dunklere periphere Schicht und ein helles Centrum.

Das Stilett von *H. macrostylum* ist, im Gegensatz zu den geraden Stiletten von *H. lineare*, meist etwas gekrümmt. Es ist von Interesse, daß Stilette bisweilen nicht nur in der Kopfzelle, sondern auch in der unmittelbar auf diese letztere folgenden Zelle angetroffen werden (Fig. 16), wohin sie ohne Zweifel während der Teilung der Kopfzelle geraten sind. Über das voraussichtliche Schicksal solcher »verirrter« Stilette werde ich mich weiter unten, bei der Besprechung von *H. obscurum*, aussprechen.

Pseudopodien konnte ich nur an einem einzigen Exemplar beobachten; ich habe deren nur zwei gesehen, doch ist ihre Zahl zweifellos bedeutend größer.

Die Kopfzelle enthält nur einen Kern; gleich den Kernen aller übrigen Zellen befindet sich auch dieser Kern stets im Zustande der Teilung.

Der Körper des Tieres setzt sich aus einer sehr bedeutenden Anzahl von Zellen zusammen; es liegen mir keine Exemplare vor, welche weniger als 80 Zellen aufweisen. Einige der vorderen, unmittelbar hinter dem Kopfe liegenden Zellen sind genau in derselben Weise angeordnet, wie bei *H. armatum*, und zwar liegen sie in schrägen Reihen, von denen die erste einzellig ist, während eine jede nachfolgende Reihe doppelt so viele Zellen enthält, wie die vorhergehende (Fig. 12 und 13). Jede Reihe entsteht durch Teilung aus einer Mutterzelle, welche ihrerseits aus der Kopfzelle hervorgeht. Während sich aber eine solche Anordnung der Zellen in Reihen bei *H. armatum* auf den ganzen Körper erstreckt, sehen wir bei *H. macrostylum* im ganzen nur drei schräge Reihen. Von der vierten, achtzelligen Reihe angefangen, verlagern sich die neuen, durch Teilung der alten (d. h. der Zellen der früheren vierzelligen Reihe) entstehenden Zellen so stark, daß jede Regelmäßigkeit der Anordnung verloren geht; der ganze Körper von *H. macrostylum* stellt, von der vierten Reihe angefangen, von der Fläche gesehen, einen Wirrwarr vieleckiger Zellen dar, deren Seiten sich unter den verschiedenartigsten Winkeln schneiden (Fig. 12 und 13).

Der Körper des Tieres verbreitert sich in dorsoventraler Richtung allmählich nach dem hinteren Körperende zu, wobei er gleichzeitig auch immer dicker wird, eine Erscheinung, die besonderes Interesse verdient, und welche wir bei den früher beschriebenen Arten nicht beobachtet haben. Das hintere Körperende von *H. macrostylum* büßt den Charakter eines einschichtigen Plättchens ein, schwillt an und erhält das Aussehen einer Keule, welche aus mindestens zwei, vielleicht auch aus noch mehr Zellschichten besteht.

Während die Zellteilung bei den früher beschriebenen *Haplozoon*-Arten stets nur in der Dorsoventralebene erfolgt, so daß der Körper eine von den Seiten zusammengedrückte plattenförmige Gestalt annimmt, beginnen die Zellen im hinteren Körperende von *H. macrostylum* sich in beliebiger Richtung zu teilen. Die infolge dieses Verhaltens entstehende Mehrschichtigkeit des Körpers nötigt uns bei *H. macrostylum* eine im Vergleich mit den übrigen bisher beschriebenen Arten eingetretene Komplikation des Baues zu konstatieren.

Die Umriss des hinteren Körperendes sind unregelmäßig (Fig. 12), und zwar wahrscheinlich infolge der hier erfolgenden periodischen Lostrennung von Gruppen von Urgeschlechtszellen. Die Zellen nehmen nach dem hinteren Körperende zu beträchtlich an Größe ab. Die für alle Arten der Catenata gemeinschaftlichen Merkmale — die Undurchsichtigkeit des hinteren Körperendes infolge der Anhäufung von Reservestoffen und die größere Empfänglichkeit des Chromatins für Färbemittel im hinteren Körperende — konstatieren wir auch bei *H. macrostylum*.

Der Charakter der Kernteilung erinnert bis in seine Details hinein so sehr an die Kernteilung bei *H. armatum*, daß ich in dieser Hinsicht ohne weiteres auf meine vorhergehende Arbeit (6) verweisen kann. Ich möchte nur die beträchtlichere Größe der Polsphären bei *H. macrostylum* erwähnen, ferner den Umstand, daß bei dieser Art die Zugfasern der Centralspindeln oft sehr deutlich zu unterscheiden sind (vgl. Fig. 14). Die Zahl der sichtbaren Zugfasern schwankt zwischen drei und sieben.

*Haplozoon obscurum* n. sp.

(Tafel XIV. Fig. 18—28, 31—34.)

Die letzte der von mir in Trondheim entdeckten *Haplozoon*-Arten wurde im Darm von *Terebellides strömii* Sars angetroffen, und zwar stets in sehr beschränkter Anzahl von Individuen: 5—10—15 Exemplare in einem Wurme. Dieser Parasit bewohnt einen sehr beschränkten, scharf begrenzten Teil des Darmes der Polychäte. Der Verdauungstractus von *Terebellides* besteht aus folgenden Abschnitten (Fig. 26): die dünne Speiseröhre geht in einen orangerot gefärbten, zweilappigen Leberabschnitt über (nach der Terminologie von J. STEEN [19]); hinter letzterem bildet der Darm eine ovale Erweiterung von gelblich-rosaroter Farbe — den Muskelmagen —, welche mit einer dicken Cuticula ausgekleidet ist; hinter dem Magen beginnt der Dünndarm, welcher ein viel engeres Lumen besitzt und allmählich in den Enddarm übergeht. Der Dünndarm, ebenso wie der Enddarm, entbehren einer cuticularen Auskleidung. Unter allen diesen Abschnitten wird nur der vorderste, an den Muskelmagen stoßende Teil des Dünndarmes von den Parasiten zum Wohnort erwählt (dieser Abschnitt ist auf der Zeichnung schraffiert angegeben). Auf diesem beschränkten Bezirk sieht man in das Lumen des Darmes stets ein Büschel von Parasiten hineinragen, welche mit der Kopfzelle an der Darmwand befestigt sind. Der ganze übrige Darm ist vollständig frei von Parasiten. Es läßt sich ziemlich leicht erklären, warum der ganze vordere Teil des

Verdauungsrohres frei von Parasiten ist: in der Speiseröhre haben die Hüllen ihrer Dauerstadien (mögen dies nun Cysten oder Sporen sein), in welcher Gestalt die Parasiten zweifelsohne in den Darm gelangen, wahrscheinlich nicht die Zeit, sich aufzulösen oder zu öffnen, während in dem Muskelmagen die Anheftung derselben durch die dicke Schicht der Wandenticula unmöglich gemacht wird. Allein warum sind die Parasiten nicht über die gesamte Ausdehnung des Dünndarmes zerstreut, dessen Wandungen überall den gleichen Charakter aufweisen, sondern konzentrieren sich nur in dessen kurzem vorderen Abschnitt, das bleibt unerklärt.

Beispiele eines so beschränkten Verbreitungsbezirkes gehören bei den Catenata nicht zu den Seltenheiten, wie ich dies schon bei der Bearbeitung einiger *Haplozoon*-Arten aus dem Golf von Neapel bemerkt habe, deren Beschreibung ich in nächster Zeit in einem besonderen Aufsatz zu geben gedenke. So ist der Darm bei einer der Neapler Maldanidae nur im Bereich eines ganz bestimmten Segmentes von *Haplozoon* infiziert.

Von jungen Stadien des *H. obscurum* wurde nur ein achtzelliges Individuum angetroffen, sowie einige 16zellige; alle andern bestanden aus einer bedeutend größeren Anzahl von Zellen. Große Individuen erreichen eine Länge von 250—300  $\mu$ ; die allergößten Exemplare waren leider, ohne gemessen zu sein, zu Schnittserien verarbeitet worden. Die Kopfzelle zeichnet sich durch große Beweglichkeit aus und enthält einen sehr großen Kern und nur ein einziges Stilett.

Die beträchtlichen Dimensionen der Kopfzelle von *H. obscurum* gestatten es, einige Details der Festheftung des Tieres an der Darmwand festzustellen. Die Kopfzelle des Parasiten ist in eine grubchenförmige Vertiefung des Darmepithels versenkt, wobei letzteres eine Art Wulst um diese Zelle bildet. In der Mitte des Grübchens erhebt sich das Epithel in Gestalt eines kleinen Höckerchens. Die vordere Fläche der Kopfzelle eines befestigten *Haplozoon* ist in ihrer Mitte stark einwärts gewölbt oder eingedrückt (wohl infolge der Tätigkeit von Muskelfasern?), wobei sie gleichsam ein tiefes Schüsselchen oder einen Saugnapf bildet. In diesen Saugnapf ragt das obenerwähnte epitheliale Höckerchen herein; dasselbe wird von einem Bündel dünner Pseudopodien durchzogen, welche durch eine kleine Öffnung in der vorderen Fläche der Kopfzelle nach außen treten (vgl. *Haplozoon armatum*) und sich im Darmepithel ausbreiten. Die Befestigung selbst wird demnach durch zwei Ursachen bewirkt: den unmittelbaren Zusammenhang mit der Darmwand durch das Pseudopodienbündel und außerdem noch

durch die ansaugende Wirkung der Vorderfläche der Kopfzelle. Die zum Austritt der Pseudopodien dienende Öffnung ist von einer Verdickung der Cuticula umgeben, welche einigermäßen in die Kopfzelle hereindringt. Die Pseudopodien von *Haplozoon* sind dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht etwa einfache Verlängerungen der ectoplasmatischen Schicht der Zelle darstellen, sondern daß ihre Basis sich in Gestalt dünnster Fäden weit in das Innere der Kopfzelle fortsetzt. Diese Fäden scheinen zu den Pseudopodien in demselben Verhältnis zu stehen wie die »Wurzelfasern« der Flimmerzellen zu den Wimpern. Einige Präparate (vgl. 6 Fig. 24) sprechen dafür, daß es sich bei dem Losreißen eines *Haplozoon* von der Darmwand ereignen kann, daß gleichzeitig mit den Pseudopodien auch ihre Wurzelfasern aus der Kopfzelle mit herausgerissen werden, so daß gegenüber der Austrittsstelle in der Kopfzelle ein leerer Raum entsteht. Die Wurzelfasern der Pseudopodien lassen sich zum Teil bis zur ventralen, zum Teil bis zur hinteren Wand der Kopfzelle verfolgen (Fig. 21 und 33), wo sie sich augenscheinlich an deren Cuticula anheften.

Die Muskelfasern (Fig. 33 *mf*), welche bei *H. obscurum* außerordentlich zahlreich sind, enden im Plasma der Kopfzelle viel näher zu deren Vorderende als dies bei den Wurzelfasern der Pseudopodien der Fall ist.

Das Stilett nimmt keinen Anteil an der Befestigung; auf Schnitten habe ich dasselbe niemals in die Darmwand eingebohrt gesehen.

Der Kern der Kopfzelle, sowie auch derjenige aller übrigen Zellen von *H. obscurum* zeigt, wenn er intra vitam untersucht wird, nachstehende Eigentümlichkeiten: 1) seine Umrisse sind viel schärfer ausgesprochen als bei den übrigen *Haplozoon*-Arten, 2) es ist sehr häufig (wie auch bei *H. ariciae*) eine Längsstrichelung des Kernes zu bemerken, was auf dessen Zusammensetzung aus langgestreckten, fadenförmigen Chromosomen hindeutet. Auf die Ähnlichkeit solcher Kerne mit denjenigen der Gymnodiniaceae ist schon mehrfach hingewiesen worden. In der nächsten Nähe des Kernes der Kopfzelle liegen nicht selten helle Körner oder Bläschen zerstreut, welche von Safranin und Hämalaun gefärbt werden; über die Wahrscheinlichkeit eines chromidialen Charakters dieser Gebilde ist schon früher oben die Rede gewesen.

Die Anordnung der Körperzellen bei den achtzelligen und sogar bei den 16zelligen Stadien von *H. obscurum* kommt derjenigen bei den entsprechenden Stadien von *H. armatum* sehr nahe. Die Zellen (Fig. 18 und 19) sind ebenfalls in schrägen Reihen angeordnet, in denen die Zahl der Zellen nach hinten zu in einer geometrischen Progression mit dem

Koeffizient 2 zunimmt; der Körper selbst stellt in gleicher Weise eine einschichtige Platte dar.

Als unterscheidende Merkmale für solche junge Exemplare von *H. obscurum* dienen nachstehende Details in deren Bau: 1) ist in den Kernen *intra vitam*, wie schon weiter oben bemerkt worden ist, ein deutlicher, faseriger Bau zu bemerken, wie er bei lebenden *H. armatum* niemals zur Beobachtung gelangt. 2) Das Zellplasma ist bei *H. obscurum*, selbst auf jungen Wachstumsstadien, stets dichter mit kleinen Körnchen erfüllt, als bei *H. armatum*, weshalb Individuen von *H. obscurum* stets undurchsichtig und dunkel erscheinen (was ihnen denn auch ihren Namen eingetragen hat). Selbst das Plasma der Kopfzelle ist körnig; ein Teil der Körner wird mit Sudan orangerot gefärbt, was auf ihren Charakter als Fettkörner hinweist. 3) Während die Teilung aller Kerne bei *H. armatum* nur in der dorsoventralen Ebene erfolgt, beginnen die Kerne der dritten und vierten Zellreihe 16zelliger Individuen von *H. obscurum* sich unter einem Winkel oder senkrecht zur Dorsoventral-ebene zu teilen, was auf den Präparaten gut zu sehen ist (Fig. 19). Eine solche Änderung der Teilungsebene führt denn auch dazu, daß der Körper von *H. obscurum* mit zunehmendem Wachstum zuerst zweischichtig und sodann mehrschichtig wird; dabei entfernt er sich seinem allgemeinen Habitus nach immer mehr und mehr von den entsprechenden Stadien von *H. armatum*, welche den Charakter einer einschichtigen Platte besitzen, und nähert sich in dieser Beziehung dem soeben beschriebenen *H. macrostylum*.

Ein weniger wichtiges sekundäres Merkmal, durch welches junge *H. obscurum* sich von *H. armatum* unterscheiden, bildet ihre Lebensfähigkeit sowie die bei ihrem Absterben zutage tretenden Erscheinungen. *H. obscurum* stirbt in Seewasser nach 1—1½ Stunden ab, während *H. armatum* bis zu 48 Stunden darin am Leben bleibt. Das Protoplasma aller Zellen, namentlich aber dasjenige der Kopfzelle, wird bei absterbenden *H. obscurum* rasch und stark vacuolisiert. Binnen wenigen Minuten wird das Plasma der Kopfzelle gleichsam schaumig, indem es sich mit großen Vacuolen erfüllt. Hierauf verschmelzen diese Vacuolen teilweise miteinander zu größeren Hohlräumen, so daß das Plasma nur in Gestalt einer Wandschicht und von spärlichen, die Zelle durchschneidenden Strängen bestehen bleibt. In diesem Zustand erinnert die Kopfzelle von *H. obscurum* ihrem Bau nach außerordentlich an die Zellen vieler Peridineen und überhaupt an pflanzliche Zellen. In diesem Augenblick ist das Tier noch nicht abgestorben, wovon man sich durch das langsam erfolgende Herausstrecken und Zurückziehen des Stilettes überzeugen

kann. Sodann beginnt aus dem vorderen Ende der Kopfzelle (ob durch Bersten ihrer Hülle, oder aber durch die Öffnung für den Durchtritt der Pseudopodien — konnte ich nicht ermitteln) sowohl der Inhalt der Vacuolen als auch das Plasma rasch auszufließen, so daß die Zelle bald ganz leer wird. Von diesem Moment an hören auch alle Anzeichen des Lebens auf. Eine so energische Vacuolisierung des Protoplasmas habe ich bei absterbenden *H. armatum* niemals beobachtet.

Gehen wir nunmehr zu 32zelligen und noch älteren Stadien von *H. obscurum* über, so sehen wir, daß das hintere Ende ihres Körpers sich zu einer massiven, kompakten Keule umwandelt, welche aus mehreren Schichten von Zellen besteht. Nach dem vorderen Ende zu nimmt der Körper allmählich an Dicke ab und wird zweischichtig.

Die mehrschichtige Anordnung des hinteren Körperendes läßt sich am deutlichsten an der Hand von Querschnittserien demonstrieren; einige solcher Schnitte, in der Richtung vom vorderen nach dem hinteren Körperende, sind auf den Fig. 22—25 dargestellt.

Darüber, ob bezüglich der Richtung, in der sich die Kerne auf Stadien über das 16zellige hinaus zu teilen fortfahren, irgend eine bestimmte Gesetzmäßigkeit besteht, läßt sich nach den meisten der mir vorliegenden Präparate kein Urteil abgeben: die sich teilenden Kerne liegen dafür zu dicht an- und übereinander. Allein ein sehr instruktives, in Fig. 20 abgebildetes Exemplar spricht zugunsten der Annahme, daß Teilungen senkrecht zur Dorsoventralebene mit solchen abwechseln, die in dieser Ebene selbst erfolgen. Und zwar läßt sich aus diesem Exemplar erkennen, daß das 32zellige Stadium aus dem 16zelligen durch eine Teilung aller Kerne und sodann auch der Zellen (mit Ausnahme der Kopfzelle) dieses letzteren Stadiums hervorgeht, welche in einer zur dorsoventralen beinahe senkrechten Ebene vor sich geht; infolge dieser Teilungsrichtung erhält der Körper einen zweischichtigen Bau. Die hierauf folgende Teilung aller Kerne (das abgebildete Individuum befindet sich gerade auf diesem Stadium) verläuft nunmehr in einer mit der Dorsoventralebene übereinstimmenden Richtung, so daß alle Teilungsfiguren von der Seite zu sehen sind, nicht aber von den Polen aus. Ob dieser Wechsel von zweierlei Teilungsrichtungen auch noch ferner andauert, als Ausdruck einer dauernden Gesetzmäßigkeit, vermag ich nicht zu sagen. Nur die Kopfzelle allein mit ihrem Kern teilt sich stets in der dorsoventralen Ebene, wobei sie nach hinten zu stets neue Elemente von sich abgrenzt. Eine jede von der Kopfzelle neu abgetrennte Zelle wird zu einer Zelle der ersten schrägen Reihe.

Auf diese Weise erwirbt *H. obscurum*, welches sich in seiner Jugend nur sehr wenig von *H. armatum* unterscheidet, erst mit zunehmendem Wachstum seine charakteristischen Eigenschaften.

Die Kernteilung von *H. obscurum* bietet keinerlei bemerkenswerte Eigentümlichkeiten; infolge der beträchtlichen Größe und der parallelen Anordnung der Chromosomen zeichnen sich die Teilungsbilder (bei sofort nach der Öffnung des Darmes fixierten Individuen) durch große Regelmäßigkeit aus (Fig. 18), wobei sie häufig an die auf *H. armatum* bezüglichen Fig. 29 und 30 meiner ersten Arbeit über die *Catenata* (6) erinnern.

Die für *Haplozoon* und *Noctiluca* charakteristische, den Chromosomenmantel durchschneidende Längsspalte ist häufig recht deutlich zu sehen. Auf Schnitten lassen sich auch Zugfasern unterscheiden, Centrosomen dagegen habe ich nicht beobachtet. Eine »vierfache« Kernteilung, wie ich sie für *H. armatum* beschrieben hatte, kommt bei *H. obscurum* nicht vor.

Von großem Interesse sind die in den Kernen beim Absterben des Tieres vor sich gehenden Veränderungen, doch will ich dieselben hier nur kurz berühren, da ich hoffe, diese Erscheinungen in Bälde viel eingehender untersuchen zu können. Es handelt sich nämlich darum, daß die Chromosomen absterbender Zellen, nach vielen Bildern zu urteilen (Fig. 27 und 28), anzuschwellen und sich gleichsam in kleine Vacuolen oder Bläschen mit eignen Wandungen zu verwandeln beginnen (Fig. 27); die Wandungen bestehen aus Chromatin, während der Vacuoleninhalt bei der Färbung mit Safranin und Hämalaun ungefärbt bleibt (vgl. die Erscheinungen beim Absterben von *H. ariciae*). Augenscheinlich kann sich aus einem Chromosom nicht nur eine, sondern eine ganze Reihe von Vacuolen bilden. Der ganze zugrunde gehende Kern stellt eine Anhäufung dicht aneinander gedrängter bläschenförmiger Vacuolen dar und ist selbst bei schwacher Vergrößerung leicht durch sein »körniges« Aussehen von den gewöhnlichen faserigen Kernen zu unterscheiden. Die Vacuolisierung der Kerne beginnt zuerst in den Zellen des hinteren Körperendes. Bei ein und demselben Individuum ist die Zahl der den absterbenden Kern in den Zellen des hinteren Körperendes ausmachenden »Bläschen« bedeutend geringer als in den Zellen des vorderen Endes, dafür sind aber die einzelnen Bläschen in den hinteren Zellen viel größer (Fig. 28). Diese Erscheinung wird wohl wahrscheinlich durch das fortschreitende Verschmelzen mehrerer in dünnwandige Bläschen verwandelter Chromosome zu einem einzigen, aber dafür um so größeren Bläschen hervorgerufen.

Wenn wir die bei *H. obscurum* beobachteten Erscheinungen mit den analogen Erscheinungen des Absterbens bei *H. lineare* (6) und den in den Kernen von *H. ariciae* sich abspielenden Vorgängen vergleichen, so sehen wir, daß ihr Ergebnis stets ein Kern ist, welcher in allen Einzelheiten seines Baues eine genaue Kopie des typischen ruhenden Kernes der meisten Metazoen darstellt; namentlich trifft dies bezüglich der Kerne von *H. lineare* zu (6, Fig. 72). Bei dem Anblick einer derartigen Übereinstimmung wird man sich schwerlich von dem Eindruck lossagen können, daß wir es bei den das Absterben des *Haplozoon* begleitenden Erscheinungen nicht etwa mit irgendwelchen speziell pathologischen Veränderungen zu tun haben, sondern daß vielmehr der Kern während des Absterbens aus dem Stadium der Teilung in dasjenige der Ruhe übergeht, und daß die von uns mitgeteilten Kernbilder verschiedene Phasen in der Rekonstruktion des ruhenden Kernes darstellen. Allein in diesem Falle wird man zu der Voraussetzung veranlaßt werden, daß auch unter normalen Bedingungen bei der Rekonstruktion des ruhenden Kernes der Metazoa aus dem Stadium der Telophase der Vacuolisierung der Chromosome die Hauptrolle zufällt. Die Chromosome schwellen an, indem sie gewisse Substanzen aus dem sie umgebenden Medium aufsaugen, welche dann zur Bildung des Kernsaftes dienen. Indem die Chromosome aneinander stoßen und gegenseitig aufeinander drücken, bilden sie eine wabige Masse. Das zuerst nur die Wandungen der Waben bildende Chromatin konzentriert sich hierauf in den Knotenpunkten des Netzes. Dies sind die Schlußfolgerungen, zu denen man auf Grund direkter Beobachtungen an *Haplozoon*-Kernen gelangen kann. Nimmt man an, daß ein jedes Chromosom außer Chromatin auch noch eine gewisse Menge Linin in sich enthält, so wird auch die Entstehung eines Lininnetzes im Kern durchaus begreiflich: das Chromatin verteilt sich in die Wabenknotenpunkte und der einzige Bestandteil der Waben selbst bleibt das Linin. Durch späteres stellenweises Zerreißen der Wabenwände kann die schaumige Struktur sodann in eine netzartige übergehen.

Durch die Beobachtungen einiger Autoren wird meine Annahme bestätigt, wonach die Wiederherstellung des ruhenden Kernes, auch bei normalem Verlauf der Zellteilung, analog der Wiederherstellung des Kernes in den absterbenden Zellen von *Haplozoon* vor sich geht. So sind die Botaniker GRÉGOIRE et WYGAERTS (7) bei dem Studium der Wurzeln von *Trillium grandiflorum* zu denselben Schlüssen gelangt, zu welchen auch ich, ohne ihre Arbeit zu kennen, gekommen bin. Ich muß übrigens bemerken, daß die von den soeben genannten Autoren

gegebenen Abbildungen mir nicht genügend überzeugend erscheinen; auch läßt ihre Behauptung einige Zweifel aufkommen, wonach das Kernnetz von *Trillium* durchweg aus Chromatin bestehen soll, nicht aber aus einem Lininnetz, in dessen Knotenpunkten Chromatinkörner angehäuft liegen. Allerdings wird man für den gegebenen Fall annehmen können, daß der Prozeß hier auf dem Stadium stehen bleibt, wo das Chromatin noch die Wandungen der Chromosomenvacuolen bildet, während eine darauffolgende Scheidung desselben von dem Linin nicht stattfindet.

Eine der soeben beschriebenen sehr nahekommende Erscheinung sehen wir bei der Wiederherstellung der ruhenden Kerne in den Blastomeren des sich furchenden Eies von *Salmo* auftreten; hier verwandelt sich nach HIS (3) jedes Chromosom durch Anschwellen in eine einzelne Blase, das »Karyocyt«; die Gesamtheit dieser Blasen bildet den Kern. Der Umfang der Verbreitung der Rekonstruktion eines ruhenden Kernes durch Vacuolisierung seiner Chromosomen wird sich nur durch spezielle, dieser Frage ausschließlich gewidmete Untersuchungen nachweisen lassen.

An *H. obscurum* ist es mir gelungen, noch ein sehr bemerkenswertes Detail im Bau der *Catenata* zu beobachten, und zwar das Vorhandensein einer Verbindung zwischen dem Protoplasma benachbarter Körperzellen. Die nachträgliche Durchmusterung alter Präparate hat mich davon überzeugt, daß eine ähnliche Verbindung auch bei andern Arten von *Haplozoon* vorkommt, aber hier viel schwerer zu unterscheiden ist.

Auf Schnitten liegen die einander benachbarten Zellen von *H. obscurum* so dicht aneinander, daß die sie trennende Grenze das Aussehen einer einfach konturierten Linie hat. Allein nach dem Studium von Bildern bei stark angeschwollenen und abgerundeten Zellen solcher Tiere, welche lange unter dem Deckgläschen verweilt haben, erkennt man deutlich, daß eine jede Zelle von einer dünnen Hülle umgeben ist, und daß demgemäß die obenerwähnte einfach konturierte Linie einen Schnitt durch beide aneinander dicht genäherte Hüllen darstellt. Diese Hüllen bilden, wenigstens bei allen Zellen des vorderen Körperdrittels von *H. obscurum*, keine ununterbrochenen Organe, sondern sie sind von Öffnungen durchbohrt, vermittels derer das Protoplasma zweier benachbarter Zellen in unmittelbarer Verbindung steht. Der Durchmesser dieser Öffnungen ist äußerst klein. Die Kopfzelle besitzt nur eine einzige Öffnung, welche an ihrer hinteren Wandung liegt, und zwar näher zur Ventralfläche des Körpers, d. h. gerade gegenüber derjenigen Stelle der vorderen Fläche der Zelle, wo sich die Öffnung

zum Durchtritt der Pseudopodien befindet (Fig. 33). Was nun den übrigen Körper betrifft, so habe ich Verbindungen zwischen den Zellen nicht auf dessen ganzem Umfang angetroffen, sondern nur zwischen den Zellen seiner vorderen Hälfte; die Hüllen der Zellen seiner hinteren Hälfte weisen dagegen keinerlei Öffnungen auf. Ich halte es übrigens nicht für unmöglich, daß die Öffnungen am hinteren Körperende kleiner sein könnten und infolgedessen meiner Aufmerksamkeit entgangen sind. Es ist mir bis jetzt noch nicht gelungen, die Zahl der Öffnungen einer jeden Zelle von *H. obscurum* sowie ihre Anordnung genau festzustellen, indem die Rekonstruktion solcher feiner Details an Schnitten kaum durchführbar ist, während Totalpräparate von *H. obscurum* darin unbequem sind, daß das körnige Plasma dieser Art die Öffnungen unsichtbar macht. Dagegen gelang es mir, bei der Durchsicht meiner früheren Totalpräparate von *H. armatum* ein Exemplar zu finden (Fig. 30), auf welchem das ganze System der Verbindungen äußerst deutlich hervortritt. Zur Erleichterung der Beschreibung bezeichnen wir (Schema B) jede schräge Zellreihe von *H. armatum* der Reihenfolge nach, von der vorderen einzelligen Reihe angefangen, mit den Buchstaben *a, b, c . . .*; die Zellen der einzelnen Reihen bezeichnen wir mit den Zahlen 1, 2, 3 . . . und zwar so, daß die erste Nummer einer Reihe sich auf die der Ventralfläche des Körpers zunächstliegende, die letzte auf die der Dorsalfläche zunächstliegende Zelle bezieht. Auf diese Weise erhalten wir die Möglichkeit, z. B. die Worte »die fünfte Zelle der vierten Reihe« kurz durch »*d*<sup>5</sup>« auszudrücken usw.



Textfig. B.

Ich gehe nunmehr zu der Beschreibung des Systems der Öffnungen über. Diese letzteren können in zwei Gruppen eingeteilt werden: 1) Öffnungen, welche die Zellen zweier benachbarter schräger Reihen und 2) Öffnungen, welche benachbarte Zellen ein und derselben Reihe miteinander verbinden. Die Kopfzelle besitzt, wie dies auch bei *H. obscurum* der Fall ist, nur eine einzige Öffnung, und zwar vom ersten Typus; diese Öffnung befindet sich an der hinteren Wand der Zelle und verbindet dieselbe mit der einzigen Zelle der Reihe *a*.

Diese Zelle *a*<sup>1</sup> ist bereits mit zwei Öffnungen versehen, welche naturgemäß wieder dem ersten Typus angehören und zur Verbindung der Zelle *a*<sup>1</sup> mit der Kopfzelle und einer Zelle der Reihe *b* — der näher zur Ventralseite des Körpers liegenden Zelle *b*<sup>1</sup> — dienen. In der

zweiten (*b*) und den darauffolgenden schrägen Reihen besitzt diejenige Zelle der Reihe, welche der Ventralseite des Körpers am nächsten liegt (d. h. die Zellen *b*<sup>1</sup>, *c*<sup>1</sup>, *d*<sup>1</sup> usw.) stets drei Öffnungen. Zwei dieser Öffnungen gehören dem ersten Typus an und verbinden die Zelle mit den entsprechenden Zellen der vorhergehenden und der nachfolgenden Reihe, die dritte Öffnung gehört dem zweiten Typus an und verbindet die Zelle mit der benachbarten Zelle der gleichen Reihe. Was nun die übrigen Zellen einer jeden schrägen Reihe betrifft, so sind dieselben nur mit Öffnungen des zweiten Typus versehen, und zwar eine jede mit zwei Öffnungen, ausgenommen die letzte, dorsale Zelle der Reihe, welche nur eine Öffnung an ihrer vorderen ventralen Fläche besitzt, an ihrer freien dorsalen Fläche dagegen von einer einheitlichen Cuticula eingehüllt wird. Am besten lassen sich die soeben beschriebenen Verhältnisse an der Reihe *c* des in Fig. 30 abgebildeten Exemplars erkennen. An diesem Exemplar haben sich die Ränder der Öffnungen des zweiten Typus nicht überall in gleicher Stärke gefärbt; sie sind an den Stellen am deutlichsten zu sehen, wo zwei benachbarte Zellen soeben durch Teilung aus einer einzigen Mutterzelle entstanden sind, d. h. mit andern Worten, die Verbindung ist am deutlichsten zwischen zwei Tochterzellen zu bemerken. Da, wo zwei benachbarte Zellen die Enkelgeneration einer Mutterzelle hervorbringen, sind die Verbindungsstellen schwer zu unterscheiden; so treten in der Reihe *d* die Verbindungen zwischen *d*<sup>1</sup> und *d*<sup>2</sup>, *d*<sup>3</sup> und *d*<sup>4</sup>, *d*<sup>5</sup> und *d*<sup>6</sup>, *d*<sup>7</sup> und *d*<sup>8</sup> sehr deutlich zutage, während dieselben zwischen *d*<sup>2</sup> und *d*<sup>3</sup>, *d*<sup>4</sup> und *d*<sup>5</sup>, *d*<sup>6</sup> und *d*<sup>7</sup> unsichtbar geblieben sind. In den Zellen des hinteren Körperdrittels von *H. armatum* konnte ich keine intercellulären Öffnungen entdecken.

Aus allem oben Dargelegten geht hervor, daß die Verbindung der verschiedenen schrägen Reihen unter sich nur vermittels einer einzigen Zelle der Reihe zustande kommt, und zwar derjenigen Zelle, welche der ventralen Grenze des Körpers anliegt und mit der Ordnungszahl 1 bezeichnet wird — *a*<sup>1</sup>, *b*<sup>1</sup>, *c*<sup>1</sup>, *d*<sup>1</sup> usw. Infolge der großen Übereinstimmung in der Anordnung der Zellen bei *H. armatum* und *H. obscurum* (wenigstens in bezug auf junge Stadien), läßt sich wohl annehmen, daß auch der Charakter des Systems ihrer intercellulären Verbindungen höchstwahrscheinlich bei beiden Arten etwa der gleiche sein wird.

Intercelluläre Öffnungen habe ich auch bei einigen Exemplaren von *H. ariciac* (Fig. 9) beobachten können, wo dieselben eine Längsreihe bilden und ebenfalls näher zur Ventralseite der Zellen hin liegen.

Das Fehlen solcher Öffnungen bei den übrigen *Haplozoon*-Arten ist ohne allen Zweifel nur scheinbar und sie werden sich unter

Anwendung spezieller Untersuchungsmethoden ganz gewiß noch nachweisen lassen.

Den feineren Bau der Ränder der Öffnungen sowie der benachbarten Bezirke der Zellhülle kann man am deutlichsten auf Schnitten durch *H. obscurum*, welche mit HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin gefärbt wurden, erkennen. Die Ränder einer jeden Öffnung sind zu beiden Seiten der Zellenzwischenwand durch einen ziemlich hohen Kragen begrenzt, welcher in Gestalt eines Röhrechens in jede der beiden miteinander verbundenen Zellen hineinragt (Fig. 31 und 32). Dieses Röhrechen besitzt eine solch bedeutende Länge, daß man bei schräg oder quergeführten Schnitten einen Querschnitt des in die Zelle hereinragenden Röhrechens allein erhalten kann, ohne die Zellhülle zu treffen (Fig. 32), wobei dieser Querschnitt die Gestalt eines ovalen (bei schrägen) oder eines kreisrunden (bei quer geführten Schnitten) Ringes annimmt. Allen Anzeichen nach stellt der erwähnte Kragen oder das Röhrechen die längs den Rändern der Öffnung nach dem Innern der Zelle gleichsam umgeschlagene Zellhülle dar. Eigentümlich ist jedoch der Umstand, daß, während die Hülle der Zellen durch HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin nicht gefärbt wird, die Röhrechen eine große Empfänglichkeit für diesen Farbstoff an den Tag legen und länger als irgendwelche andre Bestandteile der Zelle, den Kern nicht einmal ausgenommen, ihre blauschwarze Färbung beibehalten. Das Safranin, welches die Zellhüllen ebenfalls ungefärbt läßt, verleiht den Röhrechen eine rosarote Farbe, welche allerdings viel schwächer ausgesprochen ist, als die von den Chromosomen der Kerne angenommene Färbung. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung dadurch erklären, daß die Wandungen der Röhrechen beträchtlich dicker sind, als die übrigen Teile der Zellhülle.

Die physiologische Bedeutung der intercellulären Öffnungen ist zweifelsohne die gleiche, wie bei den im ganzen Pflanzenreiche so weit verbreiteten Öffnungen: sie dienen dazu, eine gleichmäßigere und leichtere Verteilung der Nahrungsstoffe im Körper zu ermöglichen. Es ist von Interesse, daß die Anwesenheit und die Anordnung der Öffnungen im gegebenen Falle außerordentlich dazu geeignet ist, alle Zweifel darüber zu lösen, wo die *Haplozoon*-Individuen den größten Teil ihrer Nahrung herbekommen, d. h. ob sie sich mit der Aufnahme (durch Aufsaugen mit der Körperoberfläche, wie dies bezüglich der Gregarinen angenommen wird) der durch den Darm von *Travisia* hindurchgehenden und von deren verdauenden Säften aufgelösten Nahrung begnügen, oder aber ob sie sich auf Kosten von Elementen der Darmwand von *Travisia* selbst ernähren. In bezug auf das Darmlumen befinden sich

alle Zellen des vorderen Endes von *Haplozoon* unter gleichen Bedingungen: das Aufsaugen der Nahrung aus dem Darminhalt kann von jeder Zelle mit der gleichen Leichtigkeit ausgeführt werden, weshalb das Vorhandensein von intercellulären Öffnungen bei einer derartigen Ernährungsweise keineswegs dringend notwendig ist und daher auch keine Aufklärung über dieselbe gibt. Nimmt man dagegen an, *Haplozoon* sauge seine Nahrung vermittels der Pseudopodien seiner Kopfzelle aus der Darmwand selbst, so tritt die Zweckmäßigkeit der Anwesenheit von Öffnungen und der dadurch hergestellten Verbindung zwischen der Kopfzelle — dem Lieferanten des Nährmaterials — und den übrigen Zellen des Körpers sofort klar zutage. Hierfür spricht gewissermaßen auch die Lage der Öffnung an der hinteren Wand der Kopfzelle genau gegenüber der Öffnung für den Austritt der Pseudopodien; dabei kann man, wie wir später sehen werden, auch noch verfolgen, wie die Wurzelfasern einiger Pseudopodien durch die erwähnte hintere Öffnung aus der Kopfzelle in eine Zelle der ersten schrägen Reihe hinübertreten. Auf diese Weise kann die Nahrung auf direktem Wege aus der Kopfzelle in den übrigen Körper gelangen. Im allgemeinen wird man daher das Pseudopodienbündel von *Haplozoon* mit der Wurzel einer Pflanze vergleichen können, vermittels deren letztere Nährstoffe aus dem Boden saugt, mit dem Unterschiede, daß in unserm Falle ein lebender Organismus als Substrat dient. *Haplozoon* ist demnach ein echter Parasit, welcher sich von den Säften seines Wirttieres ernährt.

Einige Beobachtungen weisen darauf hin, daß auch feste Körper durch die intercellulären Öffnungen hindurchtreten können, und zwar feste Körper von beträchtlichen Dimensionen. Schon früher wurde ich einmal bei der Untersuchung von *H. lineare* durch das Auffinden von Ersatzstiletten nicht nur in der Kopfzelle, sondern auch noch in einer hinter derselben liegenden Zelle des betreffenden Tieres in Erstaunen versetzt. Späterhin machte ich analoge Beobachtungen auch an drei Exemplaren von *H. macrostylum*. Ein Übertritt eines Teiles der Ersatzstilette aus der Kopfzelle in die dahinter liegende Zelle kann sehr leicht während der Teilung der Kopfzelle eintreten: indem letztere bei *H. macrostylum* dicht mit Ersatzstiletten angefüllt ist, so kann sich ein Teil dieser Gebilde bei der Zweiteilung der Kopfzelle in deren hinterer Hälfte erweisen, aus welcher die Zelle der ersten schrägen Reihe hervorgeht; solche Fälle müssen in Wirklichkeit sogar ziemlich häufig vorkommen. Allein das seltene Auffinden von Ersatzstiletten in der Zelle der ersten schrägen Reihe läßt annehmen, daß

solche für diese Zelle durchaus überflüssige Stilette in die Kopfzelle zurückkehren können, und dies um so mehr, als der Durchmesser der intercellulären Öffnungen für deren Durchtritt genügend groß ist. Eine solche Auffassung wird ganz besonders durch die Tatsache unterstützt, daß ich noch niemals Ersatzstilette in den Zellen der zweiten und aller darauffolgenden schrägen Reihen angetroffen habe. Wenn aber die Stilette nicht die Möglichkeit haben würden, in die Kopfzelle zurückzukehren, sondern in derjenigen Zelle verblieben, in welche sie bei der Teilung der Kopfzelle geraten sind, so müßten die Zellen der zweiten schrägen Reihe in ihrer Eigenschaft als Teilungsprodukte der einzigen Zelle der ersten schrägen Reihe, doch wenigstens ausnahmsweise Ersatzstilette in sich enthalten. Führt man diese Erwägungen noch weiter fort, so wird man zu dem Schlusse veranlaßt, daß beim Fehlen einer Befähigung zur Regulierung der erwähnten Fälle, wo Ersatzstilette aus der Kopfzelle in deren Teilungsprodukte übertreten, diese Stilette dann hier und da über alle Zellen des Körpers zerstreut liegend angetroffen werden müßten; inzwischen habe ich kein einziges Mal eine solche Erscheinung beobachtet. Wenn also Stilette auch durch Zufall aus der Kopfzelle in die ihr zunächst liegende Zelle geraten sollten, so wandern sie doch bald durch die beide Zellen miteinander verbindende Öffnung in die Kopfzelle zurück.

Nicht selten dient die soeben erwähnte Öffnung auch zum Durchtritt eines Teiles der Wurzelfasern der Kopfzellenpseudopodien. Der größte Teil der Pseudopodienwurzelfasern endet an der hinteren Wandung der Kopfzelle selbst, allein einige derselben (Fig. 33) treten durch die Öffnung in dieser Wandung hindurch und können bis fast dicht an die hintere Wandung der Zelle  $a^1$  hin verfolgt werden.

Was nun die Entstehung der Öffnungen betrifft, so werden dieselben nicht etwa infolge sekundären Durchbruches der bereits ausgebildeten Zellhülle hervorgebracht, sondern sie entstehen schon während der Teilung der Zellen, wobei die Hülle nicht überall zur Ausbildung gelangt. Die beiden aus dem Mutterkern hervorgegangenen Tochterkerne bleiben, wie dies schon bei der Besprechung der Kernteilung von *H. armatum* beschrieben worden ist, noch lange Zeit hindurch vermittels eines zwischen ihnen ausgespannten fadenförmigen Chromosoms untereinander verbunden. Selbst wenn das Plasma sich bereits zu zwei Tochterzellen differenziert hat, bleibt die erwähnte Verbindung immer noch bestehen. Naturgemäß kann es an der Stelle, wo das verbindende Chromosom die Zelle verläßt, nicht zu einer Bildung der Zellhülle kommen, und hier ist es nun auch, wo die intercelluläre

Verbindung zustande kommt. Das verbindende Chromosom verschwindet späterhin offenbar durch Resorption, wenigstens bleiben an seiner Stelle im Plasma nicht selten einige Chromatinkörnchen zurück. Angesichts der Empfänglichkeit, welche die Wandungen des Kragens der Öffnungen für Kernfarben an den Tag legen, bin ich zu der Annahme geneigt, daß das Verbindungschromosom, längs dem sich der Kragen sozusagen modelliert, an der Bildung dieses letzteren Anteil nimmt.

Durch die direkte causale Abhängigkeit der Öffnungen von der Teilung der Zellen läßt sich auch die beständige Lage der ersteren in der Nähe der Ventralseite der Zellen erklären. Wie ich dies schon früher für *H. armatum* mitgeteilt habe, schnüren sich die Zellen nicht gleichmäßig von der Peripherie nach ihrem Mittelpunkt ein, sondern derart, daß die Einschnürung von ihrer dorsalen Seite her in das Plasma eindringt und sodann nach ihrer Ventralfläche herab weitergeht. Mit dem Weiterschreiten der Einschnürung scheidet eine jede der sich bildenden Tochterzellen dementsprechend an der Teilungsfläche die Zellhülle aus; diese Hülle verdrängt das verbindende Chromosom nach der Ventralfläche der Zelle, bildet um dasselbe einen Verschuß und läßt hier an Stelle des Chromosoms die intercelluläre Öffnung zurück.

Vergleichen wir nunmehr die intercelluläre Verbindung bei *Haplozoon* mit dem, was über die intercellulären Verbindungen verschiedener Tiere und Pflanzen mitgeteilt worden ist, so sehen wir, daß die Catenata, indem sie gewisse, durchaus eigenartige Züge aufweisen, in dieser Beziehung doch den Pflanzen näher stehen, als den Tieren. Auch diese Erwägung trägt dazu bei, *Haplozoon* den Peridinea näher zu rücken. Bei den Tieren findet sich in denjenigen Fällen, wo (wie dies auch bei *Haplozoon* der Fall ist) zwischen den Zellen keine Ablagerungen von Bindegewebe vorhanden sind — d. h. in Epithelien, glatten Muskeln —, ein System von Intercellularlücken, und die Verbindungen zwischen den Zellen haben hier das Aussehen von dünnen, über die intercellulären Zwischenräume ausgespannten Brückchen. Bei den Pflanzen dagegen liegen die Zellen einander dicht an, wobei sie von einer Zellhülle umgeben sind, und die intercellulären Verbindungen treten in Gestalt scharf konturierter Öffnungen in dieser Hülle auf; die Hüllen von zwei benachbarten pflanzlichen Zellen liegen nicht selten so dicht aneinander, daß sie das Aussehen einer einzigen ungeteilten Zwischenwand annehmen. Alle diese Verhältnisse beobachten wir auch bei *Haplozoon*. Charakteristisch und typisch für *Haplozoon* ist aber vor allem die Bildung einer hohen Abgrenzung, eines Kragens, um die Öffnungen der Zellhülle. Außerdem sind die intercellulären Öffnungen bei

den meisten Pflanzen gruppenweise auf speziellen dünneren Feldern der Zellhülle angeordnet, während sie bei *Haplozoon* vereinzelt vorkommen; dieser letztere Unterschied ist übrigens nicht von großer Bedeutung, indem vereinzelt Poren, wenn auch seltener, auch bei Pflanzen vorkommen.

Was die Bildungsweise der intercellulären Verbindungen betrifft, so nehmen die Zoologen wie die Botaniker an, daß dieselben primär, schon bei der Zellteilung entstehen, d. h. daß sie sozusagen das Ergebnis einer unvollkommenen Teilung der Mutterzelle darstellen. Mehrere der Autoren, welche diese Frage näher untersucht haben, und zwar SHERIDAN-DELEPINE (18) und RUSSOW (14), hielten die intercellulären Verbindungen für direkte Überreste von Fasern der achromatischen Spindel des sich teilenden Kernes. RUSSOW begründete seine Annahme hauptsächlich auf der Anordnung der intercellulären Verbindungskanäle in spindelförmigen Gruppen. KIENITZ-GERLOFF (10) hat indessen nachgewiesen, daß die Menge der achromatischen Fasern der Kernspindel die Zahl der intercellulären Öffnungen um ein Vielfaches übertrifft, und daß die intercellulären plasmatischen Stränge selbst durchaus nicht Überreste der Spindelfasern darstellen. *Haplozoon* zeigt auch in dieser Hinsicht ganz eigenartige Verhältnisse: die Öffnung entsteht um ein besonderes Verbindungschromosom, welches die beiden Tochterkerne viel länger miteinander verbindet, als die übrigen Chromosomen.

### *Siedleckia.*

(Tafel XIV, Fig. 34—40.)

Dieser interessante Organismus weist, bei seiner Vergleichung mit den Catenata, in verschiedenen Beziehungen, sowohl eine rein äußerliche Verwandtschaft mit *Haplozoon* auf (Vielkernigkeit und Anordnung der Kerne zuerst in einer Reihe, sodann näher zum Hinterende hin, in zwei und selbst mehr Reihen), als auch auf Grund der Angaben von CAULLERY et MESNIL (4), eine Ähnlichkeit mit dieser Gattung auf gewissen Stadien der Fortpflanzung. In Anbetracht dieser Umstände beschloß ich, den Charakter dieser Übereinstimmungen an der Hand eigener Untersuchungen nachzuprüfen.

Eine allseitige Untersuchung von *Siedleckia* wurde von mir nicht beabsichtigt, sondern ich richtete mein Augenmerk nur auf diejenigen Einzelheiten, welche geeignet waren, zur Aufklärung der Beziehungen zwischen dieser Gattung und den Catenata beizutragen.

Als Untersuchungsobjekt diente mir in Trondheim eine *Siedleckia* aus dem Darne von *Aricia norvegica* — eine höchstwahrscheinlich mit

*Siedleckia nematoides* Caull. et Mesn. identische Form — und in Neapel eine *Siedleckia* sp. aus *Aricia foetida*. Letztere Art muß als neu angesehen werden und gebe ich derselben nur aus dem Grunde keinen Namen, weil gleichzeitig mit mir auch Herr DOBELL in Neapel sich mit dieser Form beschäftigte und die Absicht ausgesprochen hat, deren ausführliche Beschreibung mitzuteilen.

Die mich bei der Untersuchung von *Siedleckia* besonders interessierenden Fragen waren 1) die Art und Weise der Befestigung am Darmepithel des Wirtstieres, 2) der Bau des Kernes und der Pellicula des Tieres, 3) ob die Vermehrung von *Siedleckia* in der Tat durch Ablösung der hinteren Abschnitte ihres Körpers und deren Verwandlung in Elemente der Fortpflanzung vor sich geht.

Was die beiden ersten morphologischen Punkte anbetrifft, so konnte zwischen *Siedleckia* und *Haplozoon* keinerlei Übereinstimmung festgestellt werden.

Das Vorderende großer Exemplare der *Siedleckia* von Neapel ist abgestutzt und an seiner Peripherie mit einem Kranz kurzer, hakenförmig gekrümmter Fortsätze versehen (Fig. 34); ein jeder Fortsatz teilt sich an seinem Ende gabelförmig in zwei kurze Äste, welche nach verschiedenen Seiten gebogen sind. Die Befestigung des Tieres erfolgt in der Weise, daß dasselbe sich mit der platten Vorderfläche dicht an die freie Oberfläche einer Zelle des Darmepithels legt und mit dem Kranz von Fortsätzen das äußere Ende der gleichen Zelle allseitig fest umklammert, wobei die Fortsätze zwischen diese und die benachbarten Zellen hereindringen. Die von dem Parasiten umfaßte Zelle läßt sich am passendsten mit einem Edelstein in Metallfassung vergleichen: den Zähnen der Fassung entsprechen die Fortsätze des vorderen Körperendes von *Siedleckia*. Es sind demnach bei *Siedleckia* weder ein Stilet noch Pseudopodien vorhanden, und die Art und Weise der Befestigung stimmt vollständig mit den Verhältnissen überein, wie wir sie bei vielen Gregarinen, so z. B. bei *Pterocephalus nobilis* u. a. m. kennen. Auch bei *Pterocephalus* wird die Befestigung durch ein Büschel von Fortsätzen bewerkstelligt, welche von der Peripherie des abgestutzten vorderen Körperendes ausgehen und zwischen die Zellen des Darmepithels eindringen.

Außerhalb des feinkörnigen Endoplasmas bemerkt man im Körper von *Siedleckia* eine äußerst dünne und, wie dies auch bei vielen Selenidiidae unter den Gregarinen der Fall ist, nur schwer zu unterscheidende Schicht von Ectoplasma. Die den Körper äußerlich umhüllende Cuticula ist von dicht nebeneinander liegenden Längsfurchen

bedeckt, zwischen denen längsgerichtete Vorsprünge — Rippen — gebildet werden. Sowohl die Rippen als auch die Furchen verlaufen ohne Unterbrechung vom vorderen bis zum hinteren Ende des Körpers und können auf keine Weise mit der unterbrochenen Längsstrichelung verglichen werden, wie sie die Cuticula der Kopfzelle von *Haplozoon* aufweist. Hingegen entsprechen die Furchen von *Siedleckia* durchaus den Längsfurchen der meisten Gregarinen, welche ebenso regelmäßig angeordnet sind und sich ununterbrochen über den ganzen Körper hinziehen.

Auch die Bewegungen und der allgemeine Habitus von *Siedleckia* erinnern so sehr an gewisse Gregarinen, daß die Vertreter dieser Gattung bei schwacher Vergrößerung des Mikroskops nicht von vielen Arten der Gattung *Sclenidium* unterschieden werden können, welche, nebenbei bemerkt, ebenfalls den Darm verschiedener Polychaeta bewohnen. Während die Bewegungen bei *Haplozoon* sehr langsam sind und nur der Kopfzelle allein die Befähigung zur Kontraktion zukommt, führt bei *Siedleckia* der gesamte Körper energische Krümmungen aus, dreht sich spiralförmig und ist überhaupt elastisch wie eine Feder.

Die Kerne von *Siedleckia* (Fig. 40) sind auffallend klein und besitzen das Aussehen körniger Klümpchen; caryokinetische Figuren habe ich in denselben niemals beobachtet; eine Kernhülle ist nicht zu unterscheiden. Überhaupt gleichen die Kerne von *Siedleckia* weder den Kernen von *Haplozoon*, noch denen erwachsener Gregarinen. Man könnte sie ihrem Bau nach vielleicht mit den zahlreichen kleinen Kernen vergleichen, welche den Körper der Gregarinen nach deren Conjugation vor dem Zerfall in Sporoblasten erfüllen.

Die einkernigen Stadien der *Siedleckia* aus Neapel besitzen nicht eine sichelförmige Gestalt, wie sie von CAULLERY et MESNIL (4) für *S. nematoides* beschrieben wurde, sondern ein etwas abweichendes Aussehen (Fig. 35 und 36), wodurch sie den Sporozoiten der Gregarinen äußerst ähnlich sehen. Derartige einkernige Exemplare fand ich in großer Anzahl bei der Untersuchung eines Exemplars von *Aricia foetida* in später Nachtstunde (3 $\frac{1}{2}$  Uhr morgens). Die meisten derselben hatten noch nicht Zeit gehabt, sich am Darmepithel zu befestigen; sie glitten gleichmäßig unter dem Deckgläschen dahin, wobei sie die von SCHEWIAKOFF (16) für erwachsene Gregarinen und von SCHAUDINN (15) und andern Autoren für die Sporozoiten der Coccidien beschriebene Fortbewegungsweise an den Tag legten. Das vordere Ende der »Sporozoiten« von *Siedleckia* ist bedeutend schmaler als der ganze übrige Körper, wodurch dieselben sich von den Sporozoiten der Gregarinen

unterscheiden. Der Kern liegt mehr in der Nähe des hinteren Körperendes, nicht aber in der Mitte des Körpers, wie bei *S. nematoides*. Das Häkchenbündel ist noch nicht zur Entwicklung gelangt. Auf welche Weise diese Sporoziten entstanden sind, ob aus Sporocysten oder auf andre Weise, konnte nicht festgestellt werden.

Die Fortpflanzung von *Siedleckia* ist leider noch nicht genügend erforscht worden. Nach CAULLERY et MESNIL (4) trennen sich vom hinteren Körperende von *Siedleckia nematoides* kugelförmige Bezirke ab, welche 1—30 Kerne enthalten; diese Bezirke nun sollen nach den erwähnten Autoren die Fortpflanzungselemente darstellen. Auf Präparaten (von mir durch Sperrung hervorgehoben), sagen CAULLERY et MESNIL, sieht man Übergangsstadien von den Kügelchen zu den gewöhnlichen wurmförmigen Formen. Was diese letztere Bemerkung betrifft, so ist deren Bedeutung von geringem Wert, indem sie ausschließlich auf fixiertem Material (meist Strichpräparaten) begründet ist. Bei der Anfertigung solcher Präparate werden die Parasiten von der Darmwand des Wirtes losgerissen und meist an ihrem Vorderende verletzt; dieses letztere nimmt dabei eine abgerundete Gestalt an, und solche losgerissene, wurmförmige Exemplare können dann leicht für Übergänge zu den Kügelchen angesehen werden. Von viel größerer Wichtigkeit ist die Frage, ob die Bildung und die Abtrennung der Kügelchen einen normalen, der Fortpflanzung von *Haplozoon* analogen Prozeß darstellt, oder ob wir es hier mit einem Artefakt zu tun haben, einem Vorgang des Zerfallens, welcher dem Untergang des ganzen Tieres vorangeht; in letzterem Falle würde die Erscheinung dem beim Absterben erfolgenden Zerfall von *Haplozoon* in einzelne, sich abrundende Zellen, entsprechen. Gewisse Umstände sprechen für eine anormale Natur der bei *Siedleckia* beobachteten Prozesse. Erstens sind die sich vom Körper von *Siedleckia* losreißenden Bezirke durch sehr bedeutende Verschiedenheit in Größe und Gestalt ausgezeichnet; auch die Zahl der Kerne in diesen Bezirken schwankt von 1 bis 30; eine so bedeutende Unbeständigkeit bildet schon an und für sich ein Merkmal für die Anormalität der Erscheinung. Zweitens ist die starke Veränderlichkeit von *Siedleckia* nach Öffnung des Darmes von *Aricia* hervorzuheben, sowie die Einwirkung des Seewassers auf die Parasiten. Im Gegensatz zu den meisten Arten der Gattung *Haplozoon*, beginnt *Siedleckia* sehr bald verschiedene pathologische Erscheinungen zu offenbaren: Stückchen der longitudinalen Cuticularippen beginnen sich vom Körper loszutrennen, wie dies häufig auch bei sterbenden Gregarinen beobachtet wird; nicht selten schwillt nicht nur das hintere Körperende auf

(Bildung der Kugelchen), sondern auch das vordere, wobei der mittlere Teil des Körpers dünn bleibt; häufig verlieren sich auch die scharfen Umrisse des Körpers, der ein hinfalliges Aussehen annimmt. Endlich kleben verschiedene Individuen von *Siedleckia*, wenn sie miteinander in Berührung kommen, aneinander an, und zwar in den allerverschiedensten Lagen; ein solches Verkleben spricht zugunsten einer Veränderung in der Konsistenz der äußeren Körperschicht des Parasiten. Ein wichtiges Merkmal für die Anormalität bildet auch die Beobachtung, wonach die Kerne in den sich von *Siedleckia* losreisenden Kugelchen an Umfang zunehmen und die Struktur eines ruhenden Kernes annehmen (vgl. die Kerne von absterbenden oder in hypertonische Salzlösungen verbrachten *Haplozoon*). Jedenfalls könnten die Fortpflanzungsvorgänge bei *Haplozoon* und *Siedleckia*, selbst wenn die von CAULLERY et MESNIL gezogenen Schlüsse durchaus richtig wären, höchstens als analoge, niemals aber als homologe Erscheinungen angesehen werden; während bei *Haplozoon* die Abtrennung der hintersten, sich mit einer Hülle umgebenden Zellen eine sehr weite Verbreitung des Parasiten auf andre Individuen des Wirttieres zur Folge hat, bleiben die sich losreisenden Kugelchen bei *Siedleckia* unbedeckt und dienen, wenn man ihre Verwandlung in die wurmförmigen Individuen als erwiesen ansieht, ausschließlich zur Autoinfektion ein und desselben Individuums von Wirttier. Meiner Auffassung nach bedeutet die Lostrennung der Kugelchen jedoch den Beginn des Absterbens von *Siedleckia*.

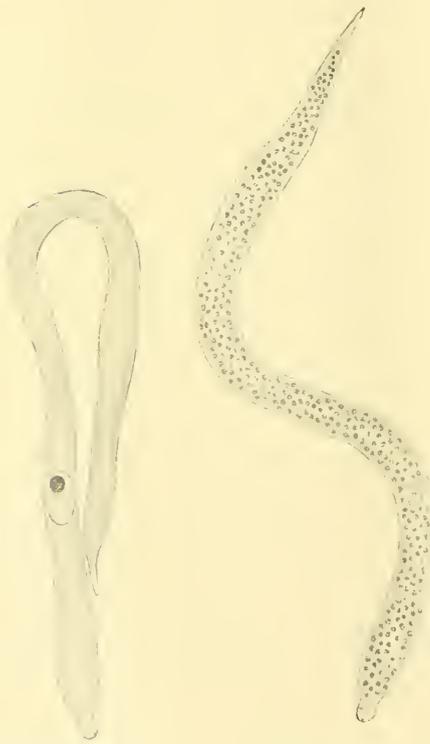
Schließlich möchte ich noch ein Exemplar von *Siedleckia* aus *Aricia norvegica* erwähnen, welches in Fig. 37 und 40 abgebildet ist. In kurzer Entfernung vom Vorderende des Körpers erwies sich einer der Kerne dieses Exemplares, und zwar der siebente, als aus der Reihe der übrigen Kerne hervorgeschoben und in das Innere eines hohen Höckerchens verlagert, welches an dieser Stelle von dem Körper gebildet wird. Sowohl dieses Bild an und für sich, als auch der Vergleich mit der ungeschlechtlichen Vermehrung von *Haplozoon armatum* (6, Fig. 16 und 28), veranlassen unwillkürlich zu der Annahme, daß das betreffende Exemplar ein gewisses Stadium der Knospung darstellt, vermittels derer die Autoinfektion des Wirttieres verstärkt wird. Auch an einigen andern Individuen habe ich das Heraustreten einzelner Kerne aus der Reihe der übrigen bemerkt, jedoch ohne Bildung eines äußerlich sichtbaren Höckers. Da wir es hier nur mit einem vereinzelt Fall zu tun haben, will ich auf die Frage über die Knospung einstweilen nicht weiter eingehen.

Als Ergebnis aller mitgeteilten Beobachtungen müssen wir zu der

Annahme gelangen, daß zwischen *Haplozoon* und *Siedleckia* keinerlei nähere phylogenetische Verwandtschaft besteht. Höchstens läßt sich eine gewisse Ähnlichkeit etwa in der Art und Weise der Fortpflanzung konstatieren. Allein bei der Besprechung der zwischen parasitischen Tieren bestehenden Beziehungen wird man vor allem die zwischen denselben beobachteten Unterschiede in Betracht ziehen müssen; alle Züge einer Ähnlichkeit zwischen ihnen haben eine nur untergeordnete Bedeutung, indem keine einzige Lebensweise so sehr das Auftreten von Convergenzerscheinungen begünstigt, wie gerade das parasitische Leben; es dürfte wohl überflüssig sein, hierfür noch Beispiele anzuführen. Dabei zeigen *Haplozoon* und *Siedleckia* in morphologischer Hinsicht, worauf

schon weiter oben im speziellen hingewiesen wurde, ganz beträchtliche Unterschiede.

Was die Stellung von *Siedleckia* im System betrifft, so haben wir es meiner Auffassung nach, kurz gesagt, einfach mit einer vielkernigen Gregarine zu tun. Durch die Gestalt ihres Körpers und ihre Bewegungen unterscheidet sich *Siedleckia* in keiner Weise von *Selenidium*; ihre Befestigungsorgane stimmen mit denen von *Pterocephalus* u. a. m. durchaus überein; die Längsfurchung der Cuticula ist eine für *Siedleckia* und fast alle Gregarinen gemeinsame Erscheinung; die einkernigen Stadien von *Siedleckia* und ihre Fortbewegungsweise erinnern an die Sporozoitien der Gregarinen. Alle diese Merkmale haben eine wesentliche Bedeutung.



Textfig. C.

Textfig. D.

Ferner erfolgt die Vermehrung der Kerne auch schon bei einigen Gregarinen etwas vor der Conjugation und dem eigentlichen Anfang der geschlechtlichen Fortpflanzung. In besonders auffallender Weise tritt dies bei einer noch nicht beschriebenen Gregarine aus der Leibes-

höhle von *Chirodota pellucida* zutage; diese Form besitzt während ihrer gesamten Wachstumsperiode den einen, für die Gregarinen typischen, bläschenförmigen Kern (Fig. C), allein späterhin gehen aus diesem letzteren mehrere Hunderte kleiner Kerne hervor, welche über den ganzen Körper des Tieres zerstreut liegen und in ihrem Bau an die Kerne von *Siedleckia* erinnern (Fig. D). Dabei bleibt die Gregarine aber noch solitär und frei beweglich, d. h. das Auftreten zahlreicher Kerne erfolgt bei ihr bedeutend früher als die Conjugation. Stellen wir uns nun vor, die Vielkernigkeit trete auf immer früheren Wachstumsstadien ein, so erhalten wir denn auch aus einer typischen Gregarine eine Form, welche *Siedleckia* nahe steht.

Die Verwandtschaft zwischen *Siedleckia* und den Gregarinida wird naturgemäß als nicht streng erwiesen gelten dürfen, solange die Conjugation und die Bildung der Sporocysten bei dieser Gattung nicht bekannt sind; jedenfalls ist der Umstand für uns von Wichtigkeit, daß wir die Gattung *Siedleckia* bei den Betrachtungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Catenata nunmehr ganz unberücksichtigt lassen können.

#### *Gymnodinium pulvisculus* Pouch.

(Tafel XIV, Fig. 41—45.)

Behufs einer anschaulichen Vergleichung mit *Haplozoon*, hielt ich es für angebracht, in der vorliegenden Arbeit auch eine kurze Beschreibung von *Gymnodinium pulvisculus* Pouch. (Synon. mit *Salpicola amylacea* Bargoni) aufzunehmen. Leider stand mir nur ein sehr spärliches Material zur Verfügung, welches vor einigen Jahren in Neapel gesammelt worden war. Diese Peridinee, deren wahre Natur bereits im Jahre 1885 von POUCHET (13) festgestellt wurde, aber dennoch beträchtlich später (1894) von BARGONI (1) in falscher Weise gedeutet worden ist, der sie für einen Vertreter der Rhizopoda ansah, parasitiert an Salpen, aber auch an andern pelagischen Tieren, so z. B. den Alciopidae, Pteropoda u. a. m. Der Körper von *Gymnodinium pulvisculus* (Fig. E u. 41) besteht aus einer einzigen Zelle von länglich-ovaler Gestalt. Etwa in der Mitte der Zelle liegt der ebenfalls ovale Kern. Der Körper ist, wie bei *Haplozoon*, von einer ziemlich festen Cuticula umgeben; letztere ist, wiederum wie bei den Catenata, am Vorderende des Körpers unterbrochen, wo sie eine Öffnung bildet, die zum Durchtritt des Pseudopodienbüschels dient (Fig. 41 ps). Dieses Büschel ist viel dicker als bei *Haplozoon*, und seine Wurzelfasern zeichnen sich durch außerordentlich scharfe Konturen aus. Wie *Haplozoon* sich

mit seinen Pseudopodien in die Darmwandung einbohrt, ebenso breitet auch *G. pulvisculus* seine Pseudopodien unter der Haut von *Alciope* aus; das Büschel zerteilt sich in der Haut des Wurmes in die einzelnen Pseudopodien, wobei dendritische Verästelungen gebildet werden. Die Wurzelfasern der Pseudopodien setzen sich weit in das Innere des Körpers von *Gymnodinium* hinein fort (Fig. 41—44); das Büschel derselben liegt in



Textfig. E.

einer Einsenkung des Körpers, einer Art Scheide, deren Wandungen augenscheinlich die Fortsetzung der nach innen umgebogenen äußeren Körperwand bilden; am Grunde der Scheide treten die Wurzelfasern auseinander, indem sie nach verschiedenen Richtungen divergieren (Fig. 41); zuletzt verlieren sie sich in der Zone des sich mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin stark färbenden Plasmas in der Umgebung des Kernes. Die Pseudopodien dringen nicht sofort nach ihrem Austritt aus der Scheide in die Haut von *Alciope* ein, sondern bilden zuvor gleichsam einen Stiel, vermittels dessen der Parasit an dem Körper des Wirtstieres aufgehängt ist (Fig. E). Dieser Stiel bricht bei unvorsichtiger Behandlung des Tieres, unter normalen Verhältnissen dagegen bei Eintritt der Fortpflanzung, an der Austrittsstelle aus der Scheide sehr leicht ab; in diesem Falle fällt der Parasit von dem Körper der *Alciope* ab und stellt sodann einen kleinen, regelmäßig ovalen Körper dar. In dieser Gestalt ist das abgerissene Exemplar denn auch auf Fig. 41 zu sehen.

Am vorderen Körperende befindet sich da, wo der Pseudopodienstiel heraustritt, eine merkwürdige Bildung, welche ich mit den von SCHÜTT (17) in seiner ausgezeichneten Arbeit ausführlich beschriebenen Pusulen der Peridincen vergleichen möchte. Der mit dem Namen »Pusulen« bezeichnete Vacuolenapparat repräsentiert nach SCHÜTT (17, S. 45) »ganz bestimmt geformte, an ganz bestimmten Orten lokalisierte Organe des Zelleibes, deren Form, Größe und Lagerung für die Peridincenzelle große Regelmäßigkeit aufweist«. Die Gestalt dieses

Apparates erinnert bei *G. pulvisculus* an viele Peridinea; er besteht (Fig. E) aus einem runden Bläschen, der sackförmigen Pusule, welche durch einen retortenförmigen Apparat mit der äußeren Öffnung in Verbindung steht. Das Bläschen ist von einer undeutlichen Strahlenbildung umgeben; es ist dies vielleicht eine Spur der dünnen Kanälchen, welche die betreffende Sammelpusule mit dem System kleiner Nebenusulen verbindet, allein die Undurchsichtigkeit des Plasmas erlaubt es nicht, zu entscheiden, ob diese Annahme in der Tat richtig ist. Diese Undurchsichtigkeit hat ihren Ursprung darin, daß der gesamte Körper des Parasiten mit zahlreichen ovalen Körnchen angefüllt ist, welche nach den Untersuchungen von BARGONI aus Stärke bestehen. Das lebende Protoplasma des Organismus (welches sich mit HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin intensiv färbt, während die Körner dabei ganz farblos bleiben) umgibt nur die Scheide des Wurzelfaserbüschels und den Kern in Gestalt einer ununterbrochenen Schicht und ist in der übrigen Ausdehnung der Zelle auf spärliche Stränge beschränkt, welche die letztere in der Richtung vom Kern zur Hülle durchziehen: die von den Strängen freigelassenen Zwischenräume sind von den Stärkekörnern eingenommen. In bezug auf die Anordnung des Protoplasmas erinnern die Zellen von *G. pulvisculus* demnach vollständig an diejenigen vieler Peridineen und an Pflanzenzellen, mit dem Unterschiede, daß die bei letzteren mit Flüssigkeit erfüllten, von den Plasmasträngen durchzogenen Hohlräume, bei *G. pulvisculus* durch Anhäufungen von Stärkekörnern erfüllt sind.

Die gelbe Färbung von *G. pulvisculus* wird dadurch hervorgerufen, daß die Räume zwischen den Körnern von einer gelblichen Flüssigkeit eingenommen werden; letztere weist nach BARGONI einen öligen Charakter auf.

Der Kern färbte sich auf meinen Präparaten (Fixierung mit Sublimat und Essigsäure, Färbung mit HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin) nur sehr schwach; er hatte das Aussehen einer feinkörnigen, gräulichen Grundmasse, in der (Fig. 45) eine große Anzahl dunklerer Fäden oder Stäbchen zerstreut liegen; letztere sind nicht untereinander verbunden.

Der Fortpflanzungsprozeß wurde von POUCHET beschrieben; er besteht darin, daß das Tier sich von seinem Pseudopodienstiel losreißt und durch aufeinander folgende Teilungen in eine große Anzahl von Einheiten zerfällt; letztere sind mit einer Geißel und einer Quersfurche versehen und erinnern ihrem Aussehen nach an kleine Gymnodinaceae. Ihr weiteres Schicksal ist bis jetzt noch nicht festgestellt worden.

Die Zugehörigkeit von *G. pulvisculus* zu den Peridinea wird auf das deutlichste erwiesen durch die Gestalt der geißeltragenden Schwärmer, den Charakter des Vacuolenapparates, sowie durch den Umstand, daß seine Hülle nach BARGONI die Cellulosereaktion ergibt.

### Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Catenata.

Wie schon aus verschiedenen Stellen der vorliegenden Arbeit zu ersehen war, beharre ich auf meiner früheren Auffassung, wonach die Peridinea als die *Haplozoon* am nächsten stehenden verwandten Formen anzusehen sind; den Übergang von den ersteren zu den Catenata bilden ectoparasitische Formen, wie *Gymnodinium pulvisculus* Pouch. und *Apodinium mycetoides* Chatton. Verhält sich die Sache in der Tat so, dann wird man die interessante Tatsache hervorheben können, daß bei den Catenata, wie auch bei verschiedenen Protozoen, bei ihrem Übergang zur endoparasitischen Lebensweise, gleichsam ein Verschwinden des Vacuolenapparates vor sich geht, welcher zur Excretion (?) und zur Atmung der Parasiten dient. So besitzen die freilebenden Infusoria, Mastigophora und Rhizopoda in den meisten Fällen contractile Vacuolen, welche zur Herstellung des Atmungaustausches dienen. Bei vielen parasitierenden Infusorien dagegen (so bei manchen Opalinidae) verschwinden die contractilen Vacuolen; ebenso fehlen solche bei allen Sporozoa. Bei den freilebenden Peridineen finden die contractilen Vacuolen ihr Äquivalent in den Pusulen, welche bisweilen einen recht komplizierten Apparat bilden. Von den contractilen Vacuolen unterscheiden sie sich dadurch, daß obgleich SCHÜTT (17) ein allmähliches Anwachsen und Abnehmen ihrer Größe beobachtet hat, ein regelmäßiges Pulsieren ihrer Pusulen aber dennoch nicht stattfindet.

Bei dem ectoparasitischen *Gymnodinium pulvisculus* bleibt dieses Merkmal aus der Organisation der Peridinea, wie wir gesehen haben, noch erhalten, bei den Catenata aber ist überhaupt jede Spur eines Vacuolenapparates verschwunden. Dasselbe ist überhaupt von der Konsistenz alles Plasmas bei den endoparasitischen Formen zu bemerken: bei dem Übergang zum Endoparasitismus wird das Protoplasma gleichsam dichter und die Höhlen und Vacuolen verschwinden, von welchen es bei den freilebenden Formen erfüllt war. In ganz besonders prägnanter Weise ist dieses Merkmal bei den Sporozoa ausgesprochen (und zwar namentlich in bezug auf die Gregarinen und Coccidien): in dem Plasma sind überhaupt gar keine Vacuolen, Tröpfchen oder Höhlungen vorhanden. Das gleiche Verhalten sehen wir auch bei einigen

Opalinidae. Während endlich das Plasma der Peridinea durch Vacuolen und Höhlen gelockert ist (und zwar bisweilen so stark, daß das Plasma selbst nur noch in Gestalt von die umfangreichen Höhlen durchsetzenden Strängen erhalten bleibt, wie dies bei *Gymmodinium lunula* n. sp. der Fall ist), sind solche Höhlungen im Plasma bei *Gymmodinium pulvisculus* und den Catenata bereits verschwunden.

Zu den Gründen, welche ich in meiner vorangegangenen Arbeit (6) zugunsten einer Abstammung der Catenata von den Peridinea angeführt habe, ist seitdem wenig Neues hinzugefügt worden. In dieser Hinsicht verdienen nur vorstehende Angaben Erwähnung: 1) der Nachweis von Fettein schlüssen bei *H. ariciae*, indem bei den Peridinea die Reservennährstoffe ebenfalls in Gestalt von Fettklümpchen oder öligen Tröpfchen abgelagert werden. 2) Der Charakter der bei den Catenata zur Beobachtung gelangenden intercellulären Verbindungen. Letztere erinnern in viel höherem Maße an die intercellulären Verbindungen bei den Pflanzen, als an diejenigen bei den Tieren; indem wir die Catenata demnach von irgend einer Protistengruppe ableiten wollen, werden wir dabei eher an die Gruppen der Protozoa, als an diejenigen der Protozoa denken müssen; die Peridinea aber besitzen einen deutlich ausgesprochenen Protophytencharakter.

Wie dem aber auch sein mag, solange der Entwicklungszyclus von *Haplozoon* nicht vollständig bekannt sein wird, solange dürfen wir auch die Abstammung dieser Gattung von den Peridinea nicht mit voller Bestimmtheit aufrecht halten.

In meiner vorhergehenden Arbeit (6) habe ich die Gattung *Haplozoon* den Mesozoa zugezählt, indem ich dieselbe zu einer besonderen Gruppe, den Catenata, erhoben habe. Es ist seitdem die ziemlich ausführliche Übersicht der neuesten Arbeiten über die Mesozoa von NERESHEIMER (12) erschienen, in der dieser Autor bei der Besprechung von *Haplozoon* es vorzieht, diese Gattung aus den Mesozoa auszuschließen und direkt den Protozoa zuzuzählen. Der Unterschied zwischen der Auffassung von NERESHEIMER und der meinigen scheint mir hauptsächlich auf der Verschiedenheit unsrer Auffassungen von der Gruppe der Mesozoa zu beruhen. Während ich selbst die Mesozoa als eine provisorische, sehr verschiedene Charakterzüge aufweisende Gruppe von Übergangsformen zwischen den Protozoa und den Metazoa auffasse (selbstverständlich immer im morphologischen, nicht aber im phylogenetischen Sinne gemeint), in welcher (vgl. DELAGE et HÉROUARD, *Traité de Zoologie*) Tiere ganz verschiedener Ordnung durcheinander geworfen sind, ist die Ansicht von NERESHEIMER über

diese Gruppe eine ganz andre. Dieser Autor hält es mit HARTMANN (8) für möglich, den Begriff von den Mesozoa ganz bestimmt zu definieren, wobei er nur diejenigen Formen zu dieser Gruppe zählt, welche der von ihm aufgestellten Diagnose genau entsprechen. Der Vorzug eines in bestimmter Form ausgesprochenen und scharf umgrenzten Begriffes vor einem unbestimmten und verschwommenen liegt auf der Hand; allein wenn wir uns den Standpunkt von NERESHEIMER und HARTMANN zu eigen machen, und uns entschließen, denselben ohne Schwanken durchzuführen, so müssen wir, wie dies weiter unten dargelegt werden soll, auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Aus diesem Grunde verbleibe ich denn auch bei der früheren nicht präzise definierten Auffassung von den Mesozoa, wie sie seit VAN BENEDEN und JULIN bestanden hat; diese Auffassung besitzt auch noch den Vorteil, daß sie als provisorische Sammelstelle für diejenigen Formen dienen kann, deren verwandtschaftliche Beziehungen nicht genau festzustellen sind. Die von HARTMANN für die Gruppe der Mesozoa gegebene Bestimmung, mit welcher NERESHEIMER vollständig einverstanden ist, lautet wie folgt (8, S. 114—115): es sind dies »morulaartige Organismen, deren äußere Zellen die ursprüngliche Fähigkeit der Fortpflanzung verloren haben und zu einer Schicht (Blatt) somatischer Zellen differenziert sind, während die axialen Zellen als Keimzellen noch nicht differenzierte Blastomeren sind. . . . Da aber anderseits allen Metazoen mindestens zwei morphologisch und physiologisch differente Zellschichten (zwei Keimblätter) zukommen, so können wir die Mesozoa infolge dieser Auffassung scharf definieren als: Organismen zweiter Ordnung, die nur eine somatische Zellschicht und einen primären Generationswechsel haben. Als echte Heteroplastiden unterscheiden sie sich von den Protozoen und durch den Besitz einer einzigen somatischen Zellschicht und einen primären Generationswechsel von den Metazoen.« Ungefähr der gleichen Auffassung war auch NERESHEIMER selbst, indem er in seiner Arbeit über *Lohmanella* (11) als ein Kriterium, welches es gestattet, die Mesozoa von den Metazoa zu trennen, »die Zuführbarkeit aller Metazoa auf ein Gastrulastadium, das im Laufe ihrer Ontogenie einmal auftreten muß«, aufstellt.

Wir wollen uns nun vor allem die Frage vorlegen, ob wir dazu berechtigt sind, die *Dicelymidæ* auf ein niedrigeres Stadium zu stellen, als die Gastrula, und das Vorhandensein eines Gastrulationsprozesses in ihrer Entwicklung zu leugnen. Zahlreiche Beschreibungen und Abbildungen, welche wir sowohl älteren Autoren, als auch HARTMANN selbst verdanken, zeigen auf das deutlichste, daß bei der Bildung junger

Individuen von Dicyemiden innerhalb der Axialzelle die Epibolie einer großen Zelle (der zukünftigen Axialzelle) durch mehrere kleine Zellen stattfindet; wenn eine derartige Erscheinung in der Entwicklung irgend eines Vertreters der Metazoa aufträte, so würde man sie ohne jedes Schwanken als epibolische Gastrulation ansprechen. Der ganze Unterschied besteht darin, daß die Macromere hier allein bleibt. Dazu kommt, daß dieser Unterschied dadurch verwischt wird, daß die Axialzelle mit zunehmendem Wachstum mehrere somatische Kerne erhält; dieser Umstand ermöglicht es daher, dieselbe mit einem entodermalen Syncytium zu vergleichen. Allein vielleicht wird man die Axialzelle, wie dies METSCHNIKOFF und CAULLERY et MESNIL getan haben (und darin von HARTMANN unterstützt wurden) aus dem Grunde nicht mit dem Entoderm vergleichen können, weil »sie nicht der Verdauung, sondern der Fortpflanzung diene. Das sog. Entoderm sei daher viel eher dem Mesoderm der Metazoen zu homologisieren«. Diese Schlußfolgerung wäre richtig; wenn die ganze Axialzelle für die Bildung der Fortpflanzungselemente verwendet werden würde. Da dieselbe aber während des ganzen Lebens des Tieres erhalten bleibt und die Zahl ihrer somatischen Kerne sich sogar vermehrt, so muß sie offenbar, außer der Bildung von Fortpflanzungselementen, auch noch andern wichtigen Funktionen dienen. HARTMANN (8, S. 50) gibt dies selbst zu, mit den Worten: »durch das kolossale Wachstum der Axialzelle reicht offenbar der eine Kern nicht mehr für die zu leistenden Funktionen der Riesenzelle aus, daher die Notwendigkeit weiterer somatischer Kerne«. Diese Funktionen bestehen ohne Zweifel in der Lieferung von Nahrungsstoffen an die Fortpflanzungselemente. Allerdings erfolgt das eigentliche Aufsaugen der Nahrung bei den Dicyemidae durch die Zellen des Ectoderms, allein man wird nicht vergessen dürfen, daß wir es hier mit parasitischen Organismen zu tun haben, welche die verschiedensten Veränderungen in ihrem Bau erleiden können; und wo sehen wir bei den Acanthocephalen und den Cestoden ein aufsaugendes und verdauendes Entoderm?

Was nun die Bildung von Fortpflanzungselementen innerhalb der Axialzelle, und zwar auf Kosten ihres Kernes und Plasmas betrifft, so würde man diese Erscheinung mit der Differenzierung der Fortpflanzungselemente oder des Mesoderms überhaupt auf Kosten der entodermalen Macromeren analogisieren können, — eine bei den Metazoa so häufig anzutreffende Erscheinung. Ein allerdings wesentlicher Unterschied besteht nur darin, daß die Fortpflanzungselemente bei den Dicyemidae endogen, innerhalb der Axialzelle, differenzieren. Dieser

Unterschied wird aber, nach den Beobachtungen von WHITMAN (20), durch den Umstand ausgeglichen, daß die erste sich von der Axialzelle differenzierende Keimzelle (aus welcher späterhin alle übrigen Keimzellen hervorgehen) sich zuerst vollständig von der Axialzelle trennt und neben dieselbe legt, indem sie erst später in deren Inneres eintritt und endogen wird. Derartige Bilder sind auch bei HARTMANN (8, Taf. II, Fig. 18) anzutreffen, doch hält sie dieser Autor für anormale Erscheinungen. Es ist sehr wohl möglich, daß diese Ansicht durchaus begründet ist, allein derartige anormale Fälle geben nichtsdestoweniger Aufschluß darüber, auf welche Weise die endogene Bildung der Keimzellen auf sekundäre Weise stattfinden konnte.

Das Ergebnis unsrer Betrachtungen besteht kurz gefaßt darin, daß man die Axialzelle als differenziertes Entoderm auffassen kann und das Umwachsen derselben mit kleineren äußeren Zellen bei der Entwicklung des Keimes — demnach als eine Gastrulation. Die Merkmale also, auf welchen die eigentliche Auffassung der Mesozoa von HARTMANN und NERESHEIMER begründet wurde, erweisen sich demnach als nicht vorhanden: die Dicyemidae besitzen zwei somatische Blätter, ein äußeres, aus einzelnen Zellen bestehendes Blatt und ein inneres Blatt — die axiale Zelle oder, richtiger gesagt, das axiale Syncytium.

Unzweifelhaft zweischichtig sind auch die von NERESHEIMER beschriebenen frühen Stadien von *Lohmanella*; da jedoch deren Übergang zu den älteren Stadien noch nicht bekannt geworden ist, so ziehe ich es vor, dieselben einstweilen keiner Bewertung zu unterwerfen.

Wir wollen jedoch sogar zugeben, daß meine Auffassung von den Dicyemidae unrichtig sei, und daß dieselben durchaus der von HARTMANN mitgeteilten Bestimmung entsprechen. In diesem Falle würde man aber logischerweise auch die Gruppe der Actinomyxidia und sodann auch die Myxosporidia zu den Mesozoa zählen müssen. Die Sporocysten der Actinomyxidia sind Agamonten, welche (auf Grund der Beobachtungen von SCHRÖDER an Myxosporidien) durch Furchung aus der befruchteten Eizelle hervorgehen und aus der äußeren somatischen Schicht (Deckzellen und Nesselzellen) und der inneren Masse von Keimzellen bestehen. Ich beabsichtige nicht näher auf die Vergleichung der Actinomyxidia mit verschiedenen Mesozoa einzugehen, indem ich diesen Gegenstand in meiner vorhergehenden Arbeit bereits besprochen habe.

Aus dem oben Gesagten ersehen wir erstens, daß der Begriff der Mesozoa, wie er von HARTMANN und NERESHEIMER mitgeteilt wird, nur scheinbar genau formuliert ist und zweitens, daß diese Formulierung

die Einverleibung einiger Formen unter die Mesozoa zur Folge hat, welche unzweifelhaft zu den Protozoa gerechnet werden müssen (die Myxosporidia). In Anbetracht dieses Umstandes halte ich einstweilen meine frühere Auffassung von den Mesozoa aufrecht, als von einer Gruppe, von der ein Teil der Glieder in einer Beziehung, der andre in einer andern die Protozoen in ihrer Organisation übertrifft, und rechne zu dieser Gruppe auch *Haplozoon*, solange die Herkunft dieser Gattung von den Peridineen nicht erwiesen sein wird.

Wollte man dagegen auf die Bequemlichkeit dieser Gruppe verzichten, so wäre man am Ende gar gezwungen, den Begriff der Mesozoa ganz aufzugeben; von besonderem Interesse in dieser Hinsicht ist der Umstand, daß die Orthonectidae, eine Gruppe, welche stets zu den Mesozoa gerechnet wurde, einige Merkmale aufweisen, die augenscheinlich auf deren Degradation aus höher organisierten, mit einem Darm versehenen Formen hinweisen; wenigstens erinnert nach den Zeichnungen von CAULLERY et LAVALLÉE (La fécondation et le développement de l'œuf des Orthonectides. I. Rhopalura ophiocoma; Arch. Zool. Expér. (4) T. VIII, 1908) die mit einer besonderen Art von Epithel ausgekleidete Einstülpung am vorderen Ende von *Rhopalura* (die sog. Genitalöffnung), durchaus an das Rudiment eines Darmes.

Was die Dicyemidae betrifft, so steht einer Vergleichung derselben mit gewissen Stadien der Trematodes der agametische Charakter der Zellen entgegen, aus denen die Embryonen in ihnen gebildet werden; könnte man in diesen Zellen parthenogenetische Eier voraussetzen, so würde eine Vergleichung mit den Sporocysten und Redien der Trematoden manches für sich haben; im entgegengesetzten Falle läßt sich für die Fortpflanzungsweise der Dicyemidae unter den Metazoa keine parallele Erscheinung nachweisen. Übrigens ist der parthenogenetische Charakter der Keimzellen auch bei den Redien noch nicht mit Sicherheit festgestellt worden, indem nur REUSS (1903) allein sich für einen solchen ausgesprochen hat. Die erwähnten Betrachtungen sind übrigens schon von NERESHEIMER (12) in seiner Übersicht ausgesprochen worden.

#### Allgemeiner Überblick der bisher bekannten Catenata.

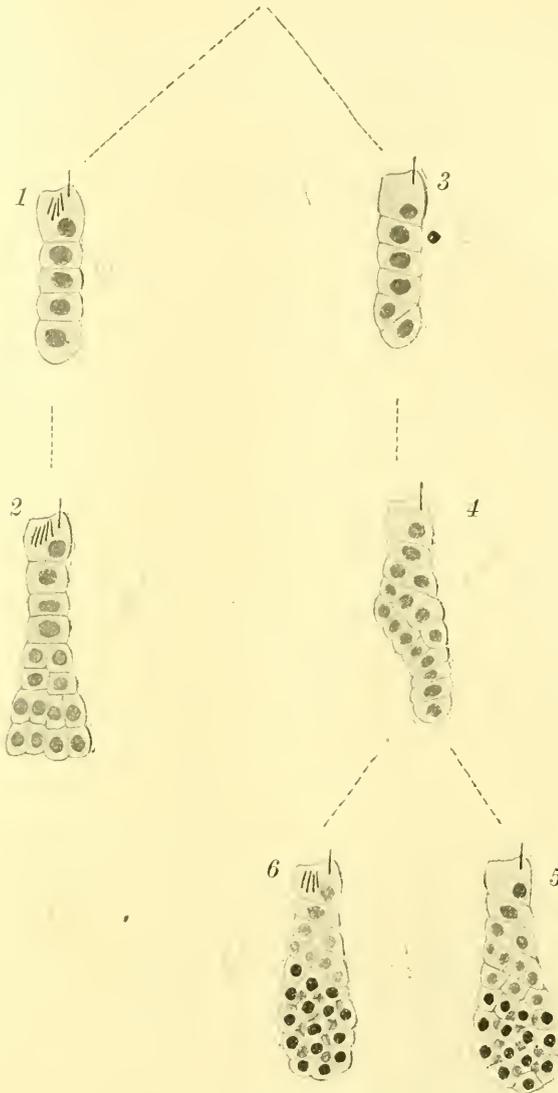
Es sind bis jetzt sechs Arten der Gattung *Haplozoon* aufgefunden worden. Dieselben wurden aus Vertretern von vier verschiedenen Familien der Polychaeta erbeutet: den Ariciidae (*Aricia*), Opheliidae (*Travisia*), Maldanidae (*Nicomache lumbricalis* und zwei andre, nicht näher bestimmte Formen) und den Terebellidae (*Terebellides*). Alle diese Polychäten leben ausschließlich auf schlammigem oder sandig-

schlammigem Boden und verschlucken bei der Nahrungsaufnahme Sand; dieser gemeinsame Zug muß hervorgehoben werden, indem derselbe wahrscheinlich mit der Art und Weise der Infektion neuer Individuen des Wirttieres mit den Fortpflanzungselementen von *Haplozoon* in Zusammenhang steht. Die an Polychäten so reiche Lithothamnienfauna, sowie alle Vertreter der räuberisch lebenden Errantia sind stets frei von den Catenata.

Die von den Wirttieren bewohnte Tiefe hat gar keinen Einfluß auf die Verbreitung der Parasiten: *Travisia* wird in der Nähe der Biologischen Murman-Station in der Gezeitenzone angetroffen, und *Nicomache* lebt in geringen Tiefen, während das Verbreitungsgebiet von *Aricia norvegica* und *Terebellides strömii* zwischen 25 und 300 m Tiefe liegt (BIDENKAP, 2).

Indem wir die oben beschriebenen Formen miteinander vergleichen, so bemerken wir, daß die Aufstellung der spezifischen Unterschiede am leichtesten zu bewerkstelligen ist, wenn wir die beiden nachstehenden Züge in der Organisation der Arten im Auge behalten: 1) die Anordnung der Scheidewände zwischen den Zellen (und damit auch diejenige der Teilungsebenen der Zellen) in bezug auf die Längsachse des Körpers; 2) die Anzahl der Stilette in der Kopfzelle. Das erstere Merkmal, welches der allgemeinen Konfiguration des Tieres ein scharf ausgesprochenes Gepräge verleiht, muß demgemäß als das wichtigere von beiden angesehen werden. Das Schema *F* stellt eine Gruppierung der *Haplozoon*-Arten auf Grund der angeführten Merkmale dar. Vor allem wird die Gattung in solche Formen zerlegt, bei denen die intercellulären Zwischenräume senkrecht zur Längsachse des Körpers stehen, und in solche, bei denen sie die letztere unter einem spitzen Winkel schneiden. Die erstere Gruppe umfaßt *H. lineare* (Fig. *F*, 1) mit einem seiner ganzen Länge nach aus einer einzigen Reihe von Zellen bestehenden Körper und *H. delicatulum* (Fig. *F*, 2), dessen Körper nach seinem Hinterende zu immer breiter wird, indem er hier aus zwei- und selbst aus vierzelligen Gliedern besteht. Diese beiden Formen besitzen ein tätiges Stilett und viele Ersatzstilette. Die zweite Gruppe umfaßt alle übrigen Arten; auch bei diesen ist der Körper gleichsam in einzelne Glieder eingeteilt, aber diesmal durch schräg gestellte Zwischenwände. Bei der am einfachsten gebauten Form, *H. ariciae* (Fig. *F*, 3), besteht die Mehrzahl der Glieder (die ersten sechs oder sieben) je aus einer Zelle. Nur die Zellen der allerhintersten Segmente beginnen sich in Tochterzellen zu teilen, wodurch die einreihige Anordnung der Zellen hier verwischt wird. Bei *H. armatum* (Fig. *F*, 4) ist, wie dies bereits oft hervorgehoben wurde, nur

das erste Glied einzellig, das zweite besteht bereits aus zwei Zellen, und jedes folgende Glied besteht aus einer doppelt so großen Anzahl von



Textfig. F, 1—6.

Zellen als das vorhergehende; alle Zellen sind indessen noch in einer Ebene angeordnet und der Körper stellt eine einschichtige Platte dar. Bei *H. obscurum* (Fig. F, 5) ist die Anordnung der Zellen anfangs die

gleiche wie bei *H. armatum*, allein infolge der Teilung der Zellen in verschiedenen Richtungen geht die Gliederung des hinteren Körperendes verloren, dasselbe wird mehrschichtig und nimmt die Gestalt einer massiven Keule an. Alle die drei erwähnten Formen besitzen nur ein tätiges Stilett. *H. macrostylum* (Fig. F, 6) endlich stimmt fast in allen Stücken mit *H. obscurum* überein, besitzt aber außer einem tätigen Stilett eine Menge von Ersatzstiletten, wodurch diese Art sich den Arten der ersten Gruppe nähert.

St. Petersburg, im August 1909.

### Literaturverzeichnis.

1. E. BARGONI. Di un foraminifero parassita nelle salpe (*Salpicola amylacea* n. gen. n. sp.). Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. IV. 1894.
2. O. BIDENKAP. Fortegnelse over de i Trondhjemsfjorden hidtil observerede Annulata Polychaeta. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter Nr. 10. 1906.
3. A. BORGERT. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha*. II. Teil. Archiv f. Protistenkunde. Bd. XIV. 1909.
4. M. CAULLERY et F. MESNIL. Sur quelques parasites internes des Annélides. Trauvauz Stat. Wimereux. T. IX. 1899.
5. V. DOGIEL. Beiträge zur Kenntniss der Peridineen. Mitteil. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XVIII. 1906.
6. — Catenata, eine neue Mesozoengruppe. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. 1908.
7. V. GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. T. XXI. 1904.
8. M. HARTMANN. Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Acad. Roy. Belge. (2) V. I. 1907.
9. HIS. Studien am Salmonidenkeim. Abhandl. d. Kgl. sächsischen Gesellsch. 1898—1899.
10. F. KIENITZ-GERLOFF. Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebelementen in der Pflanze. Botan. Zeitung. Bd. XLIX. 1891.
11. E. NERESHEIMER. *Lohmanella catenata*. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
12. — Die Mesozoen. Zool. Centralbl. Bd. XV. 1908.
13. G. POUCHET. Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Journ. Anat. Phys. Paris. T. XXI. 1885.
14. Russow. Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. Dorpat. 1883.
15. FR. SCHAUDINN. Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. usw. Bd. XIII. 1899.
16. W. SCHEWIAKOFF. Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

17. F. SCHÜTT, Die Peridineen der Plankton-Expedition. 1895.
18. SHERIDAN-DELEPINE, Contribution to the study of nucleus-division based on the study of prickle cells. Journ. of Anat. and Physiol. XVIII. 1883.
19. J. STEEN, Anatomisch- histologische Untersuchung von Terebellides strömii M. Sars. Jenaische Zeitschr. Bd. XVI. 1882.
20. C. WHITMAN, A contribution to the embryology, life-history and Classification of the Dicyemids. Mitt. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. IV. 1883.

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen sind vermittelt des ABBESchen Zeichenapparates ausgeführt worden. Zur Verwendung kamen dabei die ZEISSschen Kompensationsoculare 4 und 8 sowie die Objektive von SIEBERT, Apochromat 8 mm und von ZEISS, Homog. Imm. 2 mm.

#### Abkürzungen:

*K*, Kern; *Kn*, Knospe; *mf*, Muskelfibrille; *ps*, Pseudopodien; *psph*, Polsphäre; *st*, Stilet; *st'*, Ersatzstilette; *vac*, Vacuole; *wf*, Wurzelfasern der Pseudopodien; *zf*, Zugfasern der Kernspindel.

#### Tafel XIII.

##### Fig. 1—5. *Haplozoon delicatulum*.

- Fig. 1. Ein intra vitam gezeichnetes Exemplar; in der Kopfzelle befinden sich zahlreiche Ersatzskelette. 450 ×.
- Fig. 2. Dasselbe; ein größeres Individuum. 450 ×.
- Fig. 3. Dasselbe; Sublimat, Hämalaun. 450 ×.
- Fig. 4. Dasselbe; nach einem lebenden Exemplar. 450 ×.
- Fig. 5. Eine Zelle aus dem hinteren Körperende des Exemplares Nr. 4. 2000 ×.

##### Fig. 6—11. *H. aviciae*.

- Fig. 6. Junges sechszelliges Exemplar, intra vitam gezeichnet. 450 ×.
- Fig. 7. Späteres Stadium. 450 ×.
- Fig. 8. Ein noch größeres Individuum. 450 ×.
- Fig. 9. Ein Exemplar nach Fixierung mit FLEMMINGScher Mischung und Färbung mit Safranin; an drei Stellen sind intracelluläre Verbindungen zu sehen. 450 ×.
- Fig. 10. Dasselbe; in der Kopfzelle sind an den Polen des in Teilung befindlichen Kernes Polsphären zu sehen. 450 ×.
- Fig. 11. Ein junges Individuum; Safranin. 1200 ×.

##### Fig. 12—17. *H. macrostylum*.

- Fig. 12. Ein großes Individuum; Ansicht von der Oberlläche, so daß die unteren Schichten von Kernen im hinteren Körperende nicht hindurchscheiden; Safranin. 450 ×.
- Fig. 13. Dasselbe; im hinteren Körperende ist die mehrschichtige Anordnung der Zellen deutlich zu erkennen. 450 ×.
- Fig. 14. Schnitt durch ein schlecht konserviertes Exemplar (mit

angeschwollenen Kernen und Zellen). Die Kerne haben ein schaumiges Aussehen angenommen und die Zugfasern sind in ihnen deutlich zu erkennen. 1200 ×.

Fig. 15. Schnitt durch die Kopfzelle mit ihren Ersatzstiletten. 1200 ×.

Fig. 16. Schnitt durch eine auf die Kopfzelle folgende Zelle; die in ihr enthaltenen Ersatzstilette sind zu sehen. 1200 ×.

Fig. 17. Kopfzelle, intra vitam gezeichnet. 1200 ×.

#### Tafel XIV

Fig. 18—28. *H. obscurum*.

Fig. 18. Ein achtzelliges Exemplar; Safranin. 450 ×.

Fig. 19. Ein 16zelliges Exemplar; Safranin. 450 ×.

Fig. 20. Ein noch älteres Stadium; Safranin. 450 ×.

Fig. 21. Vorderende eines mit HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin gefärbten Individuums; an einer Stelle ist die intercelluläre Verbindung zu sehen. 450 ×.

Fig. 22—25. Querschnitte durch *H. obscurum* (vom vorderen nach dem hinteren Körperende zu geordnet), um die mehrschichtige Anordnung der Zellen im hinteren Körperende zu zeigen. 450 ×.

Fig. 26. Darm von *Terebellides strömii*; die schraffierte Stelle bedeutet den Abschnitt, auf welchem *H. obscurum* angetroffen wird.

Fig. 27. Eine Zelle aus dem mittleren Abschnitt des Körpers eines Individuums, welches sich lange Zeit hindurch unter dem Deckgläschen befunden hat; Safranin. 1200 ×.

Fig. 28. Eine Zelle aus dem hinteren Körperende desselben Individuums. 1200 ×.

Fig. 29. *Haplozoon ariciae*; zwei Zellen eines Individuums, welches 5 Minuten in 10%iger Kochsalzlösung in Seewasser verweilt hat; FLEMMINGSche Mischung; Safranin. 1200 ×.

Fig. 30. System der intercellulären Verbindungen bei *H. armatum*; Safranin. 450 ×.

Fig. 31. Schnitt durch *H. obscurum*; die intercelluläre Verbindung ist im Längsschnitt zu sehen. 2000 ×.

Fig. 32. Schnitt durch *H. obscurum*; an zwei Stellen sieht man Querschnitte der Kragen, welche die intercellulären Öffnungen umgeben. 2000 ×.

Fig. 33. Vorderende von *H. obscurum*; HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin. 1200 ×.

Fig. 34—40. *Siedleckia*.

Fig. 34. Vorderende von *Siedleckia* und dessen Befestigung an einer Zelle des Darmepithels; Sublimat; Hämalaun. 1200 ×.

Fig. 35 u. 36. »Sporozoit« von *Siedleckia*. 1200 ×.

Fig. 37. Ein in der Knospung (?) befindliches Exemplar von *Siedleckia*. 450 ×.

Fig. 38 u. 39. Zwei Individuen von *Siedleckia* aus *Aricia norvegica*. 450 ×.

Fig. 40. Vorderende des auf Fig. 37 abgebildeten Individuums. 1200 ×.

Fig. 41—45. *Gymnodinium pulvisculus*.

Fig. 41. Längsschnitt durch ein Individuum, welches sich vom pseudopodialen Stiel losgerissen hat. 450 ×.

Fig. 42—45. Mehrere Querschnitte durch *Gymnodinium pulvisculus* (in der Richtung vom vorderen nach dem hinteren Körperende). 450 ×.

# Über die Entwicklung der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) vom Auftreten des Proamnion bis zum Schlusse des Amnion.

Von

**Ernst Meyer**

aus Detmold (Lippe).

(Aus dem anat. und zool. Institut der Königl. Westfälischen Wilhelms-Universität  
Münster in W.)

Mit Tafel XV, XVI und 8 Figuren im Text.

In der neuesten Zeit hat unsre Kenntnis der Reptilienentwicklung nach mehreren Richtungen hin wesentliche Erweiterungen erfahren. Wenn die früheren Arbeiten viele Lücken in der Embryologie der Reptilien ließen, so ist der Grund vornehmlich in der schwierigen Beschaffung des Materials zu suchen. Sieht man von den bei uns häufigen Lacerten ab, so sind Jahre rastlosen Sammelns notwendig, um ein für embryologische Untersuchungen ausreichendes Material zu erhalten.

Die von mir bearbeiteten *Anguis*-Embryonen wurden von Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ in Greifswald gesammelt. Ihm gelang es, im Laufe der Jahre ein umfangreiches Embryonenmaterial zusammenzubringen, das er in ähnlicher Weise zu einer monographischen Bearbeitung zu verwenden beabsichtigte, wie er es bei der Kreuzotter schon begonnen hatte. Durch seine Berufung nach Münster sah sich Herr Prof. Dr. BALLOWITZ indessen gezwungen, von seinem Vorhaben abzustehen. Anstatt in einer zusammenhängenden Darstellung, sollte in einer Reihe von Einzelarbeiten die Entwicklung von *Anguis fragilis* behandelt werden. Die erste Veröffentlichung<sup>1</sup>, die eine ausführliche Beschreibung der Gastrulationserscheinungen bei *Anguis* im Flächenbilde durch Herrn Prof. BALLOWITZ selbst enthält, ist bereits im Jahre 1905 erschienen.

<sup>1</sup> E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis*). I. Teil. Die Gastrulationserscheinungen im Flächenbild. Mit 10 Tafeln. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIII. 1905.

Die Bearbeitung des mir anvertrauten Materials von älteren Embryonen war zum Teil schon von anderer Seite im zootomischen Laboratorium des anatomischen Instituts in Münster i. W. in Angriff genommen worden, und fand ich mehrere frei präparierte, mit Boraxkarmin gefärbte Embryonen, einige Flächenbilder und Schnittserien bereits vor<sup>1</sup>. Außer diesem Material übergab mir Herr Prof. Dr. BALLOWITZ noch eine Anzahl weiterer Embryonen, deren Bearbeitung ich gern übernahm und im zootomischen Laboratorium des anatomischen Instituts der Universität Münster zu Ende führte, unter Aufsicht und mit der liebenswürdigen Unterstützung des Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ, dem ich an dieser Stelle nochmals meinen verbindlichsten Dank auszusprechen mir gestatte. Auch dem Assistenten, Herrn Dr. JACOB-FEUERBORN, sage ich für seine freundliche Unterstützung meinen besten Dank.

Das gut konservierte Material bestand aus mehr als 30 Embryonen. Es hatte durch die Unterbrechung in der Behandlung keinen Schaden genommen, nur war die Färbung verblaßt, so daß ich, abgesehen von einigen wenigen Embryonen, vor dem Schneiden eine Nachfärbung vornehmen mußte.

Die gefärbten Embryonen untersuchte ich zunächst mit der Lupe sowohl von der Oberseite wie von der Unterseite und fertigte von den charakteristischen Stadien genaue Flächenbilder an. Die Lupenuntersuchung wurde bei auffallendem Auerlicht vorgenommen. Um nun den Entwicklungsgang der Embryonen festzustellen und die Erscheinungen der Flächenbilder zu deuten, wurden Serienschnitte angefertigt. Zunächst wurden die Embryonen eingebettet, dann mit dem SCHANZESCHEN Mikrotom mit schräggestellter Klinge in Querschnittserien zerlegt und diese in Balsam eingeschlossen. Die Schnittdicke in den Serien betrug  $15\ \mu$ . In der ganzen Behandlung richtete ich mich genau nach der von E. BALLOWITZ<sup>2</sup> angegebenen Methode. Die Schnittserien wurden zunächst mit schwächerer, dann mit stärkerer Vergrößerung untersucht. Von einigen charakteristischen Stadien fertigte ich mit dem ZEISS'SCHEN Zeichenapparat Skizzen an, die ich als Textfiguren beigefügt habe.

<sup>1</sup> Über die Konservierung siehe E. BALLOWITZ, l. c., und E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). I. Teil, Jena 1903.

<sup>2</sup> E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). I. Teil, Jena 1903. — Derselbe, Artikel Embryologische Technik in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik von EHRLICH und KRAUSE. 1903.

An der Hand der Abbildungen gebe ich die nähere Beschreibung der Flächenbilder, der ich die Schilderung der Befunde in den Serien anschließe. Die nicht abgebildeten, von mir untersuchten Embryonen werden an den entsprechenden Stellen berücksichtigt.

Bei der Beschreibung der Befunde in den Serien berücksichtige ich vorwiegend die Primitivorgane, insbesondere Chorda, Canalis neurentericus und Medullarrohr. Bei den älteren Embryonen die Organentwicklung, z. B. diejenige des Herzens, mit heranzuziehen, mußte ich mir versagen. Die Beschreibung der Serien erfolgt vom Kopf- zum Schwanzende, wobei der Schnitt, in welchem zuerst die Gehirnanlage getroffen ist, als erster gerechnet wird.

### I. Eigne Untersuchungen.

Fig. 1, Taf. XV. Oberseite.

Dieser Embryo stellt ein Stadium dar, das sich den von E. BALLOWITZ in seiner »Gastrulation bei der Blindschleiche« zuletzt beschriebenen Embryonen (Fig. 69 und 70) direkt anschließt. Die Hirnhücker sind noch flach und nur vorn abgesetzt. Die Medullarrinne ist ihrer ganzen Länge nach geöffnet. In der Mitte des Embryos ist sie schmal, nach hinten verbreitert sie sich und wird kurz vor dem Primitivbereich ganz flach, während sie nach vorn spitz zuläuft. Der Urmund ist als kreisrundes Loch deutlich zu erkennen und liegt in der Mitte einer kreisförmigen Scheibe, die sich ein wenig über das Niveau der Umgebung erhebt. Die Hirnanlage hat sich eben eingesenkt und bedingt eine halbkreisförmige Furche, die präcerebrale Rinne, vor welcher sich die Proamnionfalte zu erheben beginnt.

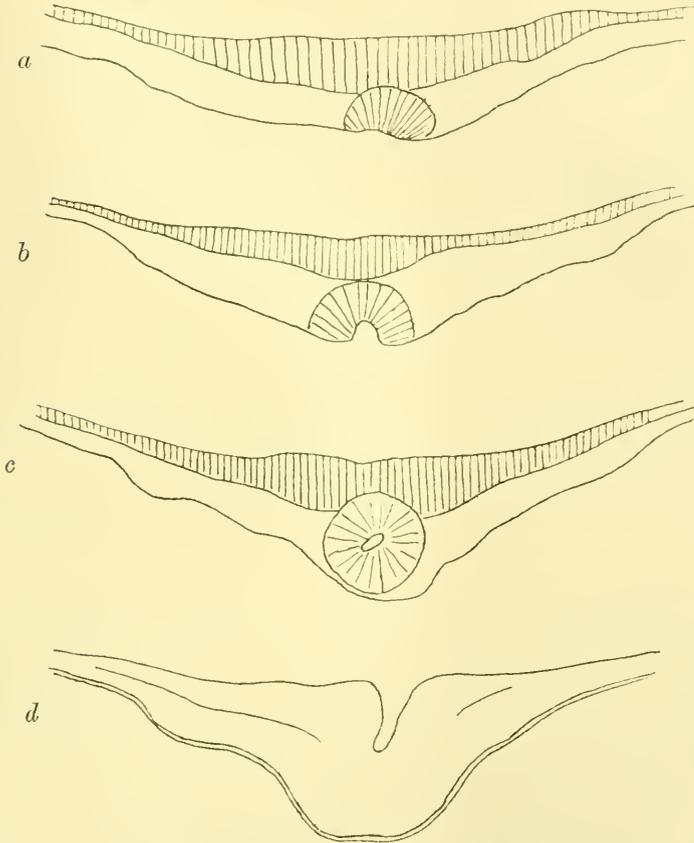
Die Unterseite gleicht im wesentlichen der bei dem folgenden Embryo (Fig. 2a) beschriebenen.

Serienbeschreibung.

Die vorderste Partie der Hirnplatte ist nicht getroffen. Der erste Schnitt läßt eine dickere obere Schicht erkennen, die aus einem mit zahlreichen Mitosen versehenen Gewebe besteht, und darunter eine dünnere Schicht polygonaler Zellen. Die Oberseite zeigt in der Mittellinie und in einiger Entfernung zu beiden Seiten je einen deutlichen keilförmigen Einschnitt. Ersterer stellt die Medullarrinne dar, letzterer wird dadurch bedingt, daß sich das Ectoderm zur Amnionbildung nach unten eingebogen hat. Dem mittleren Ausschnitt der Oberseite entspricht eine geringe Vorwölbung der Unterseite, hervorgerufen durch eine Entodermverdickung, die spätere Chorda, die aber in den mehr

nach hinten gelegenen Schnitten, abgesehen von der letzten Partie, nicht mehr aus dem Niveau der Ventralseite heraustritt. Die folgenden Schnitte zeigen im wesentlichen dasselbe Bild, nur wird die Medullarfurche breiter, und die seitlichen Ausschnitte rücken lateralwärts. Im siebenten Schnitt tritt auf beiden Seiten das Mesoderm in die Erscheinung, und die Ausschnitte der Präcerebralrinne sind geschwunden. In den folgenden Schnitten treten keine nennenswerten Veränderungen auf bis zum 14. Schnitt, in dem sich die Darmanlage als schwache Mulde auf der Unterseite zu erkennen gibt. Die Entodermverdickung wird deutlicher und legt sich mit ihrer oberen konvexen Seite in eine entsprechende Nische des Medullarectoderms. Im 15. Schnitt spaltet sich die Chorda als ovaler Zellenkomplex durch seitliche schräge Einschnitte vom Entoderm ab, das sich zuspitzt, um allmählich medianwärts vorzuwachsen, ohne aber vorläufig die Chorda gänzlich vom Subgerminalraum abzuschließen. Erst im 27. Schnitt haben die sich entgegenwachsenden Entodermenden einander erreicht. Im 22. Schnitt hat sich das Mesoderm beiderseits von der Chorda zurückgezogen, doch legt es sich im 25. Schnitt rechts ihr wieder an, während links die Chorda vom Mesoderm bis zum 31. Schnitt getrennt bleibt. Im 27. Schnitt hat sich auch rechts das Mesoderm wieder zurückgezogen. In den folgenden Schnitten erscheint bald rechts, bald links, bald auf beiden Seiten, die Chorda vom Mesoderm isoliert. Die folgenden Bilder zeigen keine nennenswerten Abweichungen bis zum 50. Schnitt. Hier beginnt das Entoderm allmählich undeutlich zu werden. Die Medullarfurche ist flacher geworden und im 52. Schnitt gänzlich geschwunden. In diesem Schnitte tritt ein Höcker rechts unter der Chorda in die Erscheinung. Im 55. Schnitt zeigt sich links eine gleiche Bildung. Diese Höcker stellen den vordersten Teil der Seitenwände des KUPFFERSchen Ganges dar (Textfig. 1 a). Die Höcker werden stärker und schließen sich zu einem Ringe (Textfig. 1 b und c), der ein ovales Lumen zeigt, dessen Längsachse in der Richtung von links unten nach rechts oben liegt. Die Wandung besteht zum größten Teil aus Cylinderzellen, die sich radiär um das Lumen gruppiert haben, nur die Zellen der unteren Wandung zeigen einen unregelmäßigen Charakter. In den folgenden Schnitten rückt das Lumen höher, während die Unterseite sich in der Mitte bedeutend vorwölbt. Das Gewebe erhält blastemartiges Gepräge, abgesehen von der Wandung des Kanals, deren Zellen im 63. Schnitt unten cylindrische Gestalt angenommen haben, während die der oberen Wand ihren ausgesprochen cylindrischen Charakter verloren haben. Im 63. Schnitt ist auch das Entoderm wieder deutlich geworden. Auf der

Oberfläche des Querschnittes ist eine schwache Mulde sichtbar, die im folgenden Schnitt zusammen mit dem Lumen des Kanals als tiefer Spalt getroffen wird (Textfig. 1 *d*); letzterer wird in den folgenden Schnitten niedriger und ist im 67. Schnitt vollständig geschwunden. Der Höcker der Unterseite nimmt allmählich an Stärke ab, um schließlich ganz aufzuhören (78. Schnitt).



Textfig. 1 *a-d*.

Zwei weitere Embryonen von etwa gleicher Organisationshöhe, die Herr Prof. Dr. BALLOWITZ schon geschnitten hatte und mir in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte, gaben bei der Untersuchung folgendes Resultat.

Bei dem ersten hat sich das Proamnion eben erhoben, bedeckt aber noch nicht die Hirnanlage.

Im 7. Schnitt erscheint auf der verdickten Hirnplatte die Medullarrinne, gleichzeitig legt sich der Kopfdarm als schwache Mulde auf der Unterseite an. Im 12. Schnitt tritt links und rechts das Mesoderm auf, das sich keilförmig medianwärts vorschiebt. Das verdickte Entoderm beginnt sich in der Mitte in den Darm hinein vorzuwölben. Das seitliche Entoderm setzt sich ab und rückt medianwärts vor, bis es im 20. Schnitt die ovale Chorda vollständig unterwachsen hat. Im 26. Schnitt lassen sich die beiden Mesoblastblätter erkennen. Nachdem die Darmnische völlig geschwunden ist, wölbt sich die Unterseite des Embryos ventralwärts vor. Die Chorda wird niedriger und plattet sich auf der Oberseite ab. Im 35. Schnitt wird sie wieder oben konvex. Die Medullarrinne, die bisher spaltförmig erschien, wird breiter und flacher und ist im 64. Schnitt ganz geschwunden. Im 56. Schnitt ist das Entoderm unter der Chorda nicht mehr zu erkennen. Im 63. Schnitt wird das Gewebe blastemartig. Im folgenden Schnitt erscheint links unter der Chorda ein Höcker und im 68. Schnitt auch rechts. Im folgenden Schnitt haben sich beide Höcker vereinigt und fassen das Lumen des KUPFFERSchen Kanals ein. Im 72. Schnitt tritt die obere Mündung des Kanals als tiefer, bis in die Mitte des Schnittes reichender Spalt auf. Dieser Spalt wird in den folgenden Schnitten kleiner und ist im 77. Schnitt vollständig geschwunden.

Der folgende Embryo zeigt von dem eben beschriebenen im Flächenbilde keine nennenswerten Abweichungen; die Schnittserie bot folgendes dar.

Die ersten durch die vordere Hirnpartie geführten Schnitte lassen zwei Schichten erkennen, die sich seitlich in das Proamnion fortsetzen, das sich durch sieben Schnitte verfolgen läßt und dann nach den Seiten ausweicht. In den folgenden Schnitten nimmt das Ectoderm an Stärke zu. Die Medullarrinne erscheint zunächst als flache Mulde. Mit dem 13. Schnitt kommen wir in den Bereich des Kopfdarmes, der sich als schwache Vertiefung auf der Unterseite zu erkennen gibt. Links schiebt sich das Mesoderm vor und zwei Schnitte später auch rechts. Eine Verdickung des Entoderms bahnt die Bildung der Chorda an. Im 24. Schnitt vollzieht sich die Trennung des rechten und im 28. auch des linken Mesoderms. Im 32. Schnitt hat das Entoderm die Chorda unterwachsen, die nach oben schwach konvex wird und sich in eine entsprechende Nische des Ectoderms legt. Im 40. Schnitt ist die Chorda sehr niedrig geworden und läuft nach den Seiten spitz zu. Im 42. Schnitt beginnt sie wieder höher zu werden, nimmt ovale Gestalt an und legt sich wieder mit der Oberseite in eine Nische des Ectoderms. Im

71. Schnitt ist die Chorda nicht mehr sichtbar. Die Medullarrinne wird breiter und flacher. Auf der Unterseite zeigen sich zwei Höcker, die seitlichen Wände der unteren Mündung des KUPFFERSchen Kanals. Im 72. Schnitt erscheint auch die untere Wand des Kanals, dessen Lumen sehr klein ist. Im 77. Schnitt wird die obere Mündung des Kanals sichtbar.

Fig. 2. Oberseite.

Diese Figur stellt das Oberflächenbild eines Embryos dar, dessen Organisation sich wesentlich von dem eben beschriebenen unterscheidet. Die Gehirnanlage hat keulenförmige Gestalt angenommen und ist durch einen tiefen Spalt in einen rechten und einen linken Hirnhöcker geteilt. Der rechte Höcker ist sichelförmig, der linke zeigt an der medianen konkaven Seite etwa in der Mitte einen schwachen Vorsprung. Nach hinten setzen sich die Höcker als schmale Wülste fort, die nur durch einen schmalen unregelmäßigen Spalt, der am hinteren Ende in der Primitivgegend als flache Mulde endet, getrennt sind. Diese Medullarwülste heben sich von einem nach hinten hin spatelförmig verbreitertem Felde ab, das in seiner mittleren Partie nur wenig, am hinteren Ende stärker plastisch hervortritt. Vor der Hirnanlage erhebt sich eine deutliche Falte, das Proamnion, das den Kopfteil als Kopfkappe umgibt und von dem Embryo durch die präcerebrale Rinne getrennt ist.

Unterseite.

Bei der Betrachtung der Unterseite fällt zunächst am vorderen Ende ein hufeisenförmiger Wulst auf, der im vorderen Teile des Embryos breit ist, dann ganz schmal wird, um sich allmählich im hinteren Drittel des Embryos zu verlieren. Bedingt ist dieser Wulst durch den vorderen Rand der Hirnanlage, der sich nach unten einsenkt. Die so entstandene Nische stellt den Kopfdarm in seinem Anfangsstadium dar. Am hinteren Ende weist der Embryo eine obstkernähnliche Erhebung auf, an deren vorderem Rande eine deutliche Öffnung sichtbar ist. Dieser Primitivhöcker setzt sich nach vorn als schmaler, spitz zulaufender Strang, die Chorda, bis etwa zur Mitte des Embryos fort. Das bei der Beschreibung des Oberflächenbildes erwähnte spatelförmige Feld ist auch von unten deutlich zu erkennen.

Serienbeschreibung.

Die ersten Schnitte der Serie gehen durch das Proamnion und den Rand der sich nach unten umbiegenden Hirnverdickung.

Das Proamnion reicht als geschlossene Falte bis zum fünften Schnitt, hier trennt es sich in seine beiden Seitenfalten. Im sechsten Schnitt biegt sich das Entoderm gegen das darüber liegende Ectoderm hin um und bedingt auf diese Weise eine Mulde auf der Unterseite des Embryos, den vordersten Teil des Kopfdarmes. Auch auf der Oberseite tritt eine Mulde auf, die zunächst allerdings bedeutend schwächer ist. Im achten Schnitt ragt von der oberen Wand ein schwacher Höcker in die Kopfdarmnische hinein, der in den folgenden Schnitten breiter wird und eine schwache Konvexität der oberen Darmwand bedingt. Im neunten Schnitt wird links, im zehnten rechts das Mesoderm sichtbar, das als keilförmige Zelllage medianwärts vorrückt. Die Oberfläche der Hirnhöcker verliert die Rundung und wird plan. Die anfangs schwache Mulde vertieft sich und wird zu einem keilförmigen Ausschnitt. Im 13. Schnitt läßt sich zum ersten Male die Chorda deutlich erkennen: Das Entoderm, das auf der Höhe des Kopfdarmes verdickt erscheint, zeigt seitlich von dieser Verdickung Einschnitte. Das seitliche Entoderm beginnt unter der ovalen Chorda medianwärts vorzuwachsen, doch kommen die Entodermspitzen erst im 27. Schnitt zur Vereinigung. Im 19. Schnitt ist der Kopfdarm ganz flach geworden. Die keilförmige Medullarrinne verschmälert sich zu einem Spalt. Im 21. Schnitt nimmt die Chorda die Gestalt des Querschnittes einer bikonvexen Linse an, flacht sich dann aber oben ab. Im 26. Schnitt haben sich die Wände des Medullarspalttes dicht aneinander gelegt, so daß seine oberen Ränder nur noch ein wenig klaffen. Die Chorda läuft seitlich in lange Spitzen aus. Im 34. Schnitt beginnt sich das rechte und linke Mesoderm in seine beiden Blätter zu spalten. Das Medullarrohr hat sich vollständig geschlossen. Das seitliche Ectoderm setzt sich von dem Medullarectoderm ab und schiebt sich medianwärts über dieses hinüber. Im 36. Schnitt wird die niedrige, aus einem nach den Seiten sich verjüngenden Zellstreifen bestehende Chorda entsprechend der Unterseite des Medullarrohres oben leicht konkav. Im 43. Schnitt öffnet sich das Medullarrohr durch einen feinen Spalt nach oben, schließt sich aber schon im 46. Schnitte wieder und wird weiterhin niedriger, so daß der Querschnitt eine fast kreisförmige Gestalt annimmt. Im 50. Schnitt hat sich das Ectoderm vollständig wieder über das Medullarrohr geschoben. Nur die mediane Naht bleibt noch eben angedeutet. In den folgenden Schnitten ist das Mesoderm oft rechts, dann wieder links, bald auf beiden Seiten von der Chorda zurückgezogen. Im wesentlichen bleibt das Bild bis zum Primitivbereich das gleiche. Nur die Chorda erhält etwa vom 60. Schnitt ab ungefähr die Gestalt

eines Fünfecks mit einer Spitze nach unten, wird dann oval und liegt mit der oberen Konvexität in einer entsprechenden Nische des Medullarepithels. Im 71. Schnitt zeigt das Medullarrohr wieder eine Öffnung, die in den folgenden Schnitten breiter wird. Das Entoderm wird allmählich undeutlich. Im 75. Schnitt zeigen sich links und rechts unter den Enden der Chorda Zellenkomplexe, die in den folgenden Schnitten stärker werden, bis sie sich im 78. Schnitt zu einem Ring geschlossen haben. Dieser Ring besteht bis auf seinen unteren Teil aus radiär angeordneten Cylinderzellen. Das kreisförmige Lumen rückt in den folgenden Schnitten höher. Die Zellen der oberen Wandung werden gleichzeitig unregelmäßig, während die der unteren cylindrischen Charakter annehmen. Im 81. Schnitt tritt das Lumen mit der Medullarfurche, die ganz flach geworden ist, in Verbindung, so daß von der Oberfläche jetzt ein tiefer Spalt nach unten führt. Das Entoderm wird wieder sichtbar, während im übrigen das Gewebe blastemartiges Gepräge zeigt.

### Fig. 3. Oberseite.

Die Kopffalte des Amnion hat sich fast über die ganze Hirnanlage geschoben, die als keulenförmige Verlängerung der Medullarwülste durchschimmert. Die Medullarfurche verläuft von vorn nach hinten als ziemlich regelmäßiger, schmaler, dunkler Streifen, der sich im Bereich der Neuroprimitivplatte zu einer flachen Mulde erweitert. Diese Mulde zeigt eine schwache Krümmung nach rechts. Die Mesoblastwülste treten plastisch hervor.

Die Unterseite bietet nichts Neues.

### Serienbeschreibung.

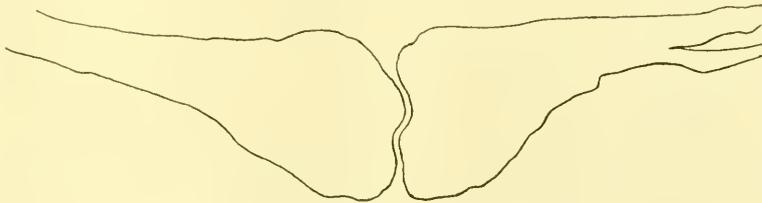
Die Hirnanlage des Embryos wird zunächst in ihrer rechten Hälfte getroffen. Erst im dritten Schnitt erscheint sie ganz. Eine Teilung in zwei Höcker ist noch nicht angedeutet. Im achten Schnitt zeigt sich auf der Oberfläche eine flache Mulde, die weiterhin an Tiefe zunimmt. Im zehnten Schnitt tritt links der Mesoblast auf und zwei Schnitte weiter auch auf der rechten Seite. Im elften Schnitt beginnt das Entoderm sich in der Mitte zu verdicken, wodurch eine kleine Vorwölbung auf der Unterseite entsteht. Im 16. Schnitt trennt sich das Amnion in seine beiden Seitenfalten. Die Hirnfurche wird immer tiefer und schmaler, bis sich die Medullarwülste im 19. Schnitt so sehr genähert haben, daß sie nur noch einen schmalen Spalt einschließen. Im 23. Schnitt läßt sich die Chorda deutlich als ovaler Zellenkomplex erkennen, den

das Entoderm unterwachsen hat. Indessen wird sie in den folgenden Schnitten wieder undeutlich, um im 26. Schnitt als linsenförmiger, oben abgeplatteter Zellenkomplex wiederzuerscheinen. Links bahnt sich die Trennung des Mesoblastes in seine beiden Blätter unter Bildung der Parietalhöhle an. In den folgenden Schnitten nimmt die Chorda Mondsichelform an, indem sie sich lateralwärts verjüngt und oben schwach konkav, unten konvex wird. Im 28. Schnitt erscheint das erste der vier Ursegmentpaare. Im 32. Schnitt beginnt sich das linke und zwei Schnitte weiter auch das rechte Mesoderm von der Chorda zurückzuziehen. Von nun an wird die Chorda bald rechts, bald links, bald auf beiden Seiten getrennt vom Mesoderm getroffen. Das seitliche Ectoderm setzt sich vom Medullarectoderm ab und spitzt sich zu, um sich über das Medullarrohr vorzuschieben. Etwa vom 40. Schnitt ab verliert die Chorda wieder ihre Mondsichelform, indem die obere Konkavität schwindet und plan wird. Die Medullarrinne beginnt sich zum Medullarrohr zu schließen, jedoch bleibt noch eine schmale Kommunikation mit der Oberfläche bestehen. Im 53. Schnitt hat sich der Schluß vollzogen, doch öffnet sich das Rohr schon nach drei Schnitten wieder, aber nicht in der Mittellinie sondern rechts davon. Weiterhin wird die Medullarrinne immer breiter, bis sie im 64. Schnitt nur noch eine flache Mulde darstellt. Die Chorda erscheint im 64. Schnitt als breiter, niedriger Zellhaufen, der weiterhin höher wird und im 55. Schnitt ovale Gestalt annimmt. Im 61. Schnitt wird das Entoderm undeutlich. Im 64. Schnitt tritt unter dem rechten Ende der Chorda, die bedeutend stärker geworden ist, ein Zellhaufen auf. Im folgenden Schnitt beobachten wir auch links eine gleiche Bildung. Die beiden Höcker, die die Seitenwandungen der unteren Ausmündung des KUPFFERSchen Kanals darstellen, vereinigen sich zu einem Ringe. Das Lumen dieses Ringes ist zunächst viereckig, es rückt in den folgenden Schnitten höher und wird durch eingeschlossene Detritusmassen undeutlich. Im 68. Schnitt ist es so klein geworden, daß es bei schwacher Vergrößerung nicht wahrnehmbar ist. Im 70. Schnitt tritt das Lumen als enger Spalt auf, der von der Oberfläche nach unten eindringt. Gleichzeitig wird das Entoderm wieder deutlich. Die histologischen Verhältnisse stimmen mit denjenigen der vorher beschriebenen Embryonen überein. Kurz bevor der Kanal oben ausmündet, wird das Gewebe in der medianen Partie blastemartig. Im 75. Schnitt ist von dem Spalt nichts mehr zu sehen. Der Primitivhöcker wird von jetzt ab breiter und niedriger, um schließlich ganz zu verschwinden.

Fast denselben Entwicklungsgrad zeigten zwei weitere Embryonen. Das Amnion des ersten hat die Hirnpartie noch nicht ganz bedeckt. Der hintere Rand der Amnionkappe ist halbkreisförmig. Die vordere und besonders die hintere Partie der Medullarrinne ist breiter als die der Mitte. Die Unterseite gleicht denen der Embryonen 2 und 3.

#### Serienbeschreibung.

Die Hirnanlage zeigt zunächst ovalen Querschnitt. Im vierten Schnitt erscheint die Medullarrinne zunächst als schwacher, dann als tiefer spaltförmiger Ausschnitt. Im achten Schnitt tritt das Mesoderm rechts, im folgenden Schnitt auch links auf. Im neunten Schnitt beginnt sich das Entoderm zur Bildung der Chorda zu verdicken. Im 25. Schnitt erscheint die Parietalhöhle. Im 27. Schnitt hat das Entoderm die Chorda unterwachsen, die zunächst oval erscheint, dann sich oben abflacht und stellenweise sehr niedrig wird, bis sie dann wieder ovale Gestalt annimmt. Im 39. Schnitt zeigt die Medullarrinne die Neigung, sich zum Rohr zu schließen, doch kommt es nicht zum völligen Schluß, da ein schmaler Spalt bestehen bleibt. Vom 64. Schnitt ab wird das



Textfig. 2.

Medullarrohr wieder zu einer breiten Rinne und flacht sich allmählich ab. Im 71. Schnitt beginnen sich die Konturen der Chorda zu verwischen. Auf der Unterseite erscheinen die Seitenwände des KUPFFERSchen Kanals. Im 77. Schnitt hat die Medullarrinne die obere Öffnung des KUPFFERSchen Kanals erreicht, und wird der Kanal in seiner ganzen Länge getroffen (Textfig. 2). Der 78. Schnitt zeigt nur noch einen Spalt auf der Oberseite, der im 80. Schnitt geschwunden ist.

#### Fig. 4. Oberseite.

Das Amnion ist weiter vorgedrungen und bedeckt etwa das vordere Drittel des Embryos; vor dem hinteren Rande des Amnion erstreckt sich das Exocölon bis in die Mittellinie, in welcher von vornher noch ein Rest der Verwachsungsnah vorragt. Der ganze Embryo hat sich ein wenig gekrümmt und beginnt sich mit der Gehirnanlage auf die

linke Seite zu legen. Die Nahtlinie des Medullarrohres verläuft nach hinten als regelmäßige Linie, die hinten in einen feinen, schmalen Spalt übergeht. Der vom Amnion umgebene Kopfteil hat sich gegen den Dotter hin umgebogen.

Unterseite (Fig. 4a).

Die Kopfdarmnische ist stärker ausgeprägt. Der Primitivhöcker verliert sich nach hinten breit, während er sich nach vorn in eine schmale Leiste fortsetzt, die sich bis in die Kopfdarmnische verfolgen läßt. In der vorderen Partie des Höckers ist deutlich ein rundes Loch zu erkennen. Zu beiden Seiten der vorderen Leiste werden fünf Paar Ursegmente äußerlich sichtbar, vgl. die Serienbeschreibung.

Serienbeschreibung.

Der erste Schnitt geht durch die vordere Wand der Hirnanlage, welche die beiden Höcker, die auf der Oberseite durch eine Mulde getrennt sind, erkennen läßt. Die drei folgenden Schnitte sind verletzt. Der fünfte Schnitt trifft die Umbiegungsstelle des Medullarrohres, dessen Lumen infolge der Krümmung des Hirnteiles langgestreckt und 8förmig erscheint; der größere untere Teil der 8 klappt nach unten in einem breiten vorderen Neuporus. Im fünften Schnitt ist auf der Dorsalseite zwischen dem Ectoderm und dem Medullarepithel eine ansehnliche, seitlich vorspringende Zellanhäufung zu sehen, die Nerven- oder Ganglienleiste. Der Mesoblast ist schon aufgetreten und dehnt sich in den folgenden Schnitten weiter aus. Er setzt sich mit der Nervenleiste, die ebenfalls an Ausdehnung gewinnt, im neunten Schnitt in Verbindung, um sich im nächsten Schnitt von ihr schon wieder zurückzuziehen. Die Einschnürungsstellen des Lumens der Hirnanlage nähern sich alsdann, bis sie sich im zwölften Schnitt erreicht haben und so ein oberes geschlossenes, langovales, von einem unteren, offenen Rohre abtrennen. Letzteres ist zunächst bedeutend größer, nimmt in den folgenden Schnitten aber ab, um alsbald aufzuhören. Im 15. Schnitt tritt der Kopfdarm auf, der zunächst ein längliches, dann dreieckiges und schließlich trapezförmiges Lumen zeigt. Die Wandung besteht aus cylinderförmigen Zellen. Im 17. Schnitt läßt sich die Chorda, die auf der Unterseite vom Entoderm unterwachsen ist, erkennen. Sie zeigt linsenförmige Gestalt, und das umliegende Gewebe liegt ihr dicht an. Im 19. Schnitt ist die Anlage der Nervenleiste vollständig geschwunden. In dem vorderen, umgebogenen Teile des Embryos ist das Medullarlumen nur noch angedeutet. Das Mesoderm hat sich

beiderseits von der Chorda zurückgezogen, legt sich ihr nach zwei Schnitten wieder an, um sich im folgenden Schnitt abermals von ihr zu trennen. Die Chorda nimmt viereckige Form an und rundet sich weiterhin auf der Unterseite ab. Im 25. Schnitt hat sich das Mesoderm wieder an die Chorda angelegt, die von nun an bald mit dem Mesoderm in Kontakt, bald von ihm getrennt angetroffen wird. Im 28. Schnitt öffnet sich der Kopfdarm nach unten, die Chorda hat etwa Halbkreisform angenommen, später rundet sie sich auch oben ab, so daß sie kreisförmig erscheint. Im 31. Schnitt schiebt sich zwischen Chorda und Medullarrohr eine dünne Fortsetzung der Mesoblastzellen, die aber im nächsten Schnitte schon wieder verschwindet. Im 33. Schnitt bahnt sich links die Bildung eines kleinen Ursegmentes an und einen Schnitt weiter auch rechts. Im ganzen weist dieser Embryo sechs deutlich abgesetzte, mit Lichtung versehene Ursegmente auf. Im 36. Schnitt läßt sich deutlich ein Lumen in der Nähe der Chorda erkennen: Die linke Aorta tritt als ein aus Plattenzellen bestehender Ring zwischen Ento- und Mesoderm auf, der sich aber nur in einigen Schnitten verfolgen läßt. Im 38. Schnitt trennt sich die rundliche, oben ein wenig abgeplattete Chorda vom Entoderm, das sich auf der Höhe des Darmes ein wenig verdickt hat. Diese Verdickung stellt die erste Anlage der hypochordalen Leiste dar, die indessen in diesem Embryo nicht zu weiterer Ausbildung gelangt, sondern nur durch die Entodermverdickung, die sich in Abständen von vier bis fünf Schnitten noch einige Male wiederholt, angedeutet wird. Das zur Epidermis werdende Ectoderm läßt zwei Zelllagen erkennen. Im 41. Schnitt wird die Chorda höher, weiterhin dreieckig und legt sich schließlich dicht an das Ento- und Ectoderm an. Im 44. Schnitt zeigt sie fast rundliche Gestalt, nur bleibt sie oben abgeplattet und nimmt später wieder Halbkreisform an. Im 58. Schnitt trennt sich das Amnion in seine beiden Seitenfalten. Vom 62. Schnitt an wird die Chorda breiter, kreisrund und zeigt oben eine schwache Abplattung. Später wird sie niedriger, bis sie im 69. Schnitt oval im Querschnitt erscheint und sich mit der oberen Konvexität in eine entsprechende Nische des Medullarectoderms legt. Doch behält sie diese Gestalt nicht lange bei, bald wird sie eckig, und infolgedessen schwindet auch die Nische des Medullarectoderms wieder. Im 72. Schnitt öffnet sich das Medullarrohr. In den folgenden Schnitten erscheint es bald geschlossen, bald geöffnet. Vom 81. Schnitt an bleibt der klaffende Öffnungsspalt bis zum 92. Schnitt bestehen, um dann zu verschwinden. Vom 85. Schnitt ab beginnt die Chorda bedeutend stärker zu werden. Im 92. Schnitt schließt sich das Medullarrohr, und sein kleines Lumen

wird zum Canalis neurentericus, indem es in den nächsten Schnitten immer tiefer gegen die anfangs noch deutlich abgesetzte Chorda rückt. Im 94. Schnitt ist die Chorda mit dem Medullarectoderm breit verwachsen, das Entoderm ist unter ihr nicht mehr zu unterscheiden. Im folgenden Schnitt wird die untere Mündung des Canalis neurentericus getroffen, die auf dem Querschnitt als ein keilförmiger Ausschnitt auf der Unterseite sichtbar ist. Der Ausschnitt wird in den folgenden Schnitten kleiner und ist im 98. Schnitt geschwunden. Das Gewebe nimmt allmählich blastemartigen Charakter an, in seiner Mitte sind die Zellen zu einem ovalen Komplex, der der Breite des Medullarrohres in den früheren Schnitten entspricht, dichter zusammengedrängt (Medullarstrang), während in den lateralen Teilen die Zellen nicht so dicht stehen. Dieser Medullarstrang ist noch in mehreren Schnitten deutlich abgegrenzt, verschwindet dann aber, während die Zellmasse des Primitivknotens sich noch längere Zeit erhält, um allmählich niedriger zu werden.

Von etwa gleichem Stadium mit sechs bis neun Ursegmenten fanden sich fünf Embryonen vor, von denen die Beschreibung zweier hier folgen möge.

Beim Embryo 4 $\alpha$  ist das Amnion ein wenig weiter vorgerückt. Die Medullarrinne scheint geschlossen zu sein. Auf der Unterseite läßt der Primitivhöcker eine Einsenkung erkennen, die aber durch Auflagerungen undeutlich geworden ist.

#### Serienbeschreibung.

Die beiden ersten Schnitte treffen nur den linken Hirnwulst, erst im dritten erscheint der rechte. Im zwölften Schnitt tritt links und im 16. Schnitt auch rechts der Mesoblast auf. Im 16. Schnitt wird das Medullarrohr zweimal getroffen. Das ventrale Lumen klafft unten in einem vorderen Neuroporus, während das dorsale geschlossen ist. Im 19. Schnitt ist das Entoderm als dichter Zellenkomplex unter dem dorsalen Medullarrohr sichtbar. Mit dem 23. Schnitt kommen wir in den Bereich des Kopfdarmes, gleichzeitig vollzieht sich links die Trennung in die beiden Mesoblastblätter. Im folgenden Schnitt tritt die Chorda auf. Im 30. Schnitt hat sich der Kopfdarm geöffnet. Die Chorda plattet sich oben ab. Im 33. Schnitt erscheint das erste Ursegmentpaar. Im 36. Schnitt ist die Chorda wieder höher geworden und zeigt ovale Gestalt, wird dann kreisförmig und im 77. Schnitt wiederum oval. Gleichzeitig wird sie bedeutend stärker und bedingt eine Vorwölbung auf der Unterseite. Im 85. Schnitt hat sich

das Medullarlumen durch einen ganz schmalen Spalt nach oben geöffnet, um sich im nächsten Schnitt gleich wieder zu schließen. In den folgenden Schnitten rückt das Medullarlumen nach unten, gleichzeitig verwächst die Chorda breit mit dem Medullarectoderm. Im 91. Schnitt erscheint auf der Unterseite eine flache Mulde, die im 93. Schnitt zu einem keilförmigen Ausschnitte wird, dessen Spitze mit dem Lumen des neurenterischen Kanals zusammenfällt. Der Medullarstrang läßt sich noch bis zum 100. Schnitt verfolgen.

Der Embryo 4 $\beta$  ähnelt den beiden vorigen. Auf seiner Unterseite ist der Porus neurentericus des Primitivhöckers deutlich erkennbar.

#### Serienbeschreibung.

Im ersten Schnitt wird der linke Hirnhöcker allein getroffen, im fünften Schnitt auch der rechte. Beide bleiben bis zum zwölften Schnitt isoliert. In diesem Schnitt tritt links der Mesoblast auf. Im 19. Schnitt wird das Medullarrohr zweimal getroffen. Es erscheint dorsal geschlossen, während das ventrale Rohr unten durch einen Spalt geöffnet ist. Im 21. Schnitt tritt auch rechts der Mesoblast auf, und gleichzeitig läßt sich die erste Andeutung der Chorda erkennen. Das Lumen des vorderen umgebogenen Gehirnteiles ist bis zum 24. Schnitt zu verfolgen. In diesem Schnitt liegt die Chorda unter dem Entoderm und zeigt eckige Gestalt. Im folgenden Schnitt wird der Kopfdarm getroffen. Links bahnt sich die Trennung in die beiden Mesoblastblätter zur Bildung der Parietalhöhle an, während sie sich rechts erst im 34. Schnitt vollzieht. Im 28. Schnitt öffnet sich der Kopfdarm. Im 43. Schnitt erscheint links ein Ursegment, im 44. auch rechts. Die Chorda wird allmählich höher, um bald rundliche Gestalt anzunehmen. Im 52. Schnitt erscheint eine hypochordale Verdickung des Entoderms. Im 56. Schnitt zeigt die Chorda oben wieder eine schwache Konkavität. Im 59. Schnitt treten die Seitenfalten des Amnion auseinander. Der Mesoblast wird in den folgenden Schnitten bald rechts, bald links, häufig auf beiden Seiten von der Chorda getrennt getroffen. Vom 92. Schnitt an nimmt die Chorda an Stärke zu und bedingt eine Vorwölbung auf der Unterseite. Sie verwächst breit mit dem Ectoderm des Medullarrohres. In den folgenden Schnitten rückt das Lumen des Medullarrohres immer tiefer und wird zum *Canalis neurentericus*. Im 110. Schnitt erscheint auf der Unterseite eine schwache Mulde, die sich im folgenden Schnitt bis zum Lumen des Kanals vertieft hat.

Fig. 5. Oberseite.

Das keulenförmige Kopfende zeigt eine schwache Neigung nach rechts. Das Amnion hat sich bis zur Mitte vorgeschoben und verdeckt die gegen den Dotter hin stark gekrümmte Hirnanlage. Das hintere Ende des Embryo ist etwas breiter, als bei dem der Fig. 4 und wird von einem ovalen Felde umgeben, das durch die beginnende Erhebung der Schwanzfalte und der beiden Seitenfalten bedingt ist. Die Medullarrinne scheint, abgesehen von einer kleinen Stelle vor dem Primitivbereich und dem nicht gut sichtbaren vorderen Neuroporus, geschlossen zu sein. Die Naht läßt sich bis zum Primitivbereich noch eben erkennen.

#### Unterseite (Fig. 5a).

Die Darminne ist in der vorderen Partie schmaler und tiefer geworden, wird aber nach hinten bedeutend flacher und breiter. Die obstkernähnliche Erhebung des Primitivhöckers ist nach hinten scharf begrenzt und setzt sich nach vorn in eine schmale Leiste fort, die sich im Kopfdarm allmählich verliert. Der Porus neurentericus ist ein wenig nach hinten gerückt.

#### Serienbeschreibung.

Der erste Schnitt zeigt die beiden Hirnwülste, deren Trennung nur angedeutet ist und erst im vierten Schnitt sich deutlicher durch eine tiefe Furche zu erkennen gibt. Im siebenten Schnitt wird die Ganglienleiste sichtbar, die eine Vorwölbung der Dorsalseite bedingt. Im 14. Schnitt trennt sich das Lumen des Hauptteiles des Medullarrohres von dem des hakenförmig umgebogenen Teiles. Letzteres ist ventralwärts im vorderen Neuroporus geöffnet. Im zwölften Schnitt tritt links, im 16. rechts das Mesoderm auf. Im 18. Schnitt wird die Chorda getroffen, die sich vom Entoderm noch nicht gelöst hat. Das Medullarlumen des umgebogenen Vorderhirn ist im 23. Schnitt geschwunden. Mit diesem Schnitt kommen wir in den Bereich des Kopfdarmes, dessen Lumen sich ventralwärts verbreitert. Die Chorda steht mit dem Entoderm nicht mehr im Zusammenhang, sie wird von einem kleinen, unregelmäßigen Zellenkomplex gebildet. Rechts neben ihr läßt sich zwischen Entoderm und Mesoderm ein Gefäßlumen erkennen. Im folgenden Schnitte zeigt sich auch links die Andeutung eines Lumens, das indessen im nächsten Schnitte wieder geschwunden ist. In den folgenden Schnitten gewinnt der Kopfdarm an Ausdehnung, die Chorda nimmt rundliche Gestalt an. Die Nervenleiste ist nicht

mehr sichtbar. Im 26. Schnitt erscheint das Entoderm auf der Höhe des Kopfdarmes verdickt. Im 27. Schnitt hat sich von der Chorda, die jetzt ovale Gestalt angenommen hat, das Mesoderm zurückgezogen, während es sich links gelockert hat. Im 29. Schnitt ist die Chorda wieder viereckig geworden, um späterhin oval zu werden, und erscheint beiderseits vom Mesoderm isoliert. Links trennen sich die beiden Mesoblastblätter, und beginnt die Parietalhöhle. Vom 30. bis zum 32. Schnitt hat sich die Chorda vom Medullarectoderm entfernt, während sie mit dem Entoderm in inniger Berührung verbleibt. Im 31. Schnitt sind die Gefäßanlagen neben der Chorda vollständig geschwunden. Im 33. Schnitt hat sich auch rechts die Trennung des Mesoblasts in seine beiden Blätter vollzogen. Eine hypochordale Entodermverdickung ist nur schwach angedeutet. Im 35. Schnitt bahnt sich die Öffnung des Kopfdarmes an. Die oben abgeplattete Chorda ist vom Medullarectoderm durch einen Spalt getrennt, auch das Mesoderm hat sich beiderseits von ihr zurückgezogen. Im 36. Schnitt werden die medianen Entodermzellen wieder höher. Die Chorda legt sich an das Ectoderm. In den folgenden Schnitten liegt die Chorda mit ihrer unteren Konvexität in einer entsprechenden Mulde des verdickten Entoderms. Im 37. Schnitt legt sich das Mesoderm wieder an die Chorda. Im 38. Schnitt schwindet die hypochordale Verdickung des Entoderms, die Chorda wird höher, behält aber im übrigen ihre Gestalt bis zum 40. Schnitt, in dem sie fast kreisrund, nur oben etwas abgeplattet erscheint. In diesem Schnitt hat sich die Öffnung des Kopfdarmes vollzogen. In den folgenden Schnitten lockert sich das Mesoderm seitlich von der Chorda und zieht sich von dieser zurück. Die Chorda selbst wird höher und nimmt im Querschnitt ovale Gestalt an. Die inneren Seitenflächen des Medullarrohres nähern sich einander, so daß im 45. Schnitt das Medullarlumen nur noch als ganz schmaler Spalt zu erkennen ist. In diesem Schnitte erscheinen auch die ersten Ursegmente, deren Lumina im 48. Schnitt deutlich werden. (Im ganzen läßt der Embryo neun deutlich abgesetzte Ursegmente erkennen.) In den folgenden Schnitten liegt das Ectoderm der Chorda nicht mehr an, auch das Mesoderm entfernt sich wieder von ihr. Im 54. Schnitt berührt die Chorda mit der abgeplatteten Oberseite das Ectoderm. Im 61. Schnitt nähert sich auch das Mesoderm wieder der Chorda, die von nun an vom Mesoderm isoliert getroffen ist. Im 65. Schnitt zeigt die Chorda Halbkreisform, sie wird dann vom 69. Schnitt an höher, bis sie im 71. Schnitt rundliche Gestalt angenommen hat. Vom 74. bis

77. Schnitt erscheint die Chorda wieder halbkreisförmig, um sich dann abermals zum Kreise abzurunden. Im 94. Schnitt wird sie stärker und bedingt auf der Unterseite eine Vorwölbung. Vom 104. Schnitt an zeigt sie fast fünfeckige Gestalt. Eine schmale Medullarspalte wird sichtbar und bleibt bis zum 107. Schnitt deutlich. Im 108. Schnitt ist das jetzt geschlossene Medullarlumen nur in der unteren Partie des Medullarrohrs zu erkennen und rückt in den folgenden Schnitten allmählich nach unten, zur Lichtung des Canalis neurentericus werdend. Im 110. Schnitt ist das Entoderm undeutlich geworden. Die Chorda ist breit mit dem Medullarctoderm verwachsen. Im 112. Schnitt zeigt der Primitivhöcker an seiner unteren Fläche eine schwache Mulde, die im folgenden Schnitt das Lumen des neurenterischen Kanals erreicht und mit ihm einen tiefen, ventralwärts sich verbreiternden Spalt bildet, der in den folgenden Schnitten kleiner wird und im 117. Schnitt gänzlich aufhört. Im 116. Schnitt zeigt sich das Entoderm an der Unterfläche des Primitivhöckers wieder. Bis zum 125. Schnitt etwa sehen wir das gleiche Bild, nur wird das Gewebe blastemartig. Der Medullarstrang erhält sich noch längere Zeit. Vom 125. Schnitt wird der Primitivhöcker kleiner, um schließlich ganz zu schwinden.

Etwa die gleiche Entwicklung zeigten 13 andre Embryonen. Da sie sich im inneren Bau nicht wesentlich voneinander unterschieden, lasse ich nur die Beschreibung zweier Embryonen folgen.

Der Embryo 5 $\alpha$  ist leicht gekrümmt. Auf der Oberseite ist die Medullarnaht als dunkler Streifen schwach zu erkennen. Die Unterseite zeigt eine breite flache Kopfdarmnische. Der Porus neurentericus ist deutlich sichtbar.

Im neunten Schnitt erscheint links der Mesoblast und einige Schnitte später auch rechts. Mit dem 14. Schnitt kommen wir in den Bereich des Kopfdarmes. Im 20. Schnitt tritt die Chorda auf, die das Entoderm der oberen Kopfdarmwand nach unten vorwölbt. Im 29. Schnitt beginnt die Trennung des linken Mesoblasts zur Bildung der Parietalhöhle. Die Chorda hat ovale Gestalt angenommen. Im 34. Schnitt teilt sich auch rechts der Mesoblast in seine beiden Blätter. Etwa vom 41. Schnitt an zeigt die Chorda im Querschnitt eine runde Gestalt. Im 42. Schnitt läßt sich links das erste Ursegment erkennen und im 46. Schnitt auch rechts. Im 53. Schnitt hat sich das Medullarrohr geöffnet und schließt sich erst im 67. Schnitt wieder. Der 57. Schnitt trifft den hinteren Rand des Amnion. Die Chorda plattet sich ab, um bald wieder ovale Gestalt anzunehmen.

Vom 74. Schnitt an wird die Chorda immer stärker und beginnt die Unterseite des Embryos vorzuwölben. Im 97. Schnitt zeigt die Vorwölbung der Unterseite eine schwache Mulde. Die Chorda ist breit mit dem Medullarctoderm vereinigt. Das Medullarlumen geht in den *Canalis neurentericus* über, welcher in den folgenden Schnitten nach unten rückt und im 99. Schnitt als tiefer Spalt auf der Unterseite ausmündet.

Der Embryo 5 $\beta$  ist bis auf die hintere Partie, die eine schwache Krümmung erkennen läßt, fast gerade. Die Medullarnaht ist kaum sichtbar. Auf der Unterseite lassen sich zu beiden Seiten der Chordaleiste Ursegmente erkennen.

#### Serienbeschreibung.

Im 15. Schnitt tritt links der Mesoblast auf. Im 19. Schnitt wird das Medullarrohr, das sich umgebogen hat, zweimal getroffen, als dorsales geschlossenes und ventrales, unten im Neuroporus offenes Rohr. Im 20. Schnitt erscheint auch rechts der Mesoblast. Im 23. Schnitt zeigt sich die Chorda zunächst noch als unregelmäßiger Zellenkomplex. Bis zum 26. Schnitt wird der ventralwärts umgebogene Kopfteil getroffen. Der 27. Schnitt läßt den vorderen Teil des Kopfdarmes erkennen. Im 31. Schnitt trennt sich der linke Mesoblast in seine Blätter. Die Chorda wird halbkreisförmig. Im 34. Schnitt öffnet sich der Kopfdarm. Im 36. Schnitt teilt sich auch rechts das Mesoderm. Im 38. Schnitt tritt eine hypochordale Verdickung des Entodermes auf. Im 50. Schnitt erscheinen die ersten Ursegmente. Vom 67. Schnitt an wird die Chorda oval, dann wieder halbkreisförmig und schließlich rundlich. Im 68. Schnitt trennt sich die Amnionfalte in ihre beiden Seitenfalten. Die Chorda wird bedeutend stärker und wölbt vom 105. Schnitt an die Unterseite vor. Vom 114. Schnitt an wandert das Medullarlumen immer tiefer und mündet im 127. Schnitt als *Canalis neurentericus* nach unten aus. Im 130. Schnitt hat das Gewebe hinter dem Kanal völlig blastemartigen Charakter angenommen und besteht aus kleinzelligem, nicht differenziertem Material.

#### Fig. 6. Oberseite.

Die Kopfkappe des Embryos ist kaum weiter als beim vorigen Embryo vorgedrungen. Das Medullarrohr erscheint, soweit es sichtbar ist, geschlossen und verliert sich im Primitivbereich ganz allmählich. Das Kopfende hat sich ein wenig gekrümmt und auf die linke Seite gelegt.

Unterseite (Fig. 6 a).

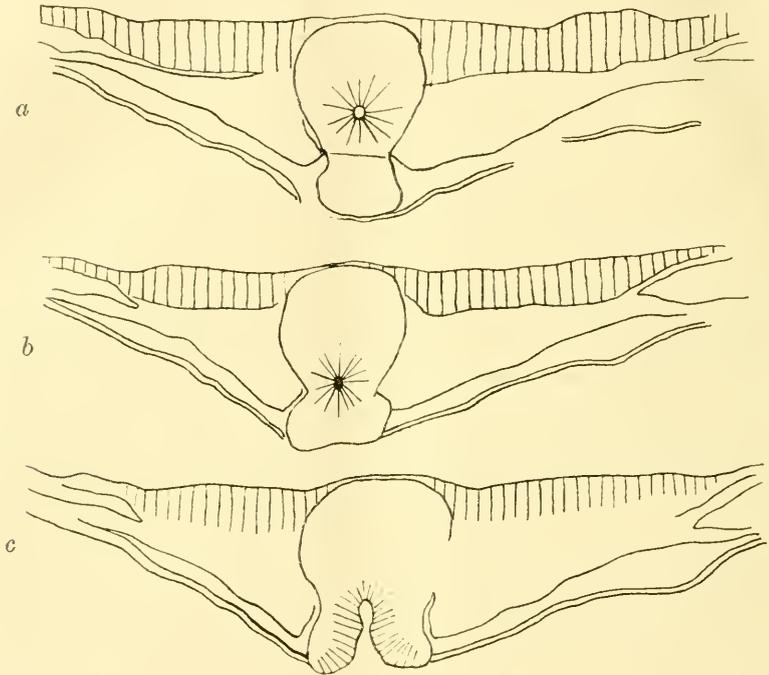
Das Bild der Unterseite ähnelt sehr dem in Fig. 5 b dargestellten Stadium. Doch läßt im Gegensatz zu letzterem dieser Embryo deutlicher die Ursegmentpaare, und zwar fünf an der Zahl, erkennen. Der runde Porus neurentericus ist relativ groß, nach unten trichterförmig erweitert und besitzt einen ein wenig aufgewulsteten Rand.

Serienbeschreibung.

Die ersten neun Schnitte gehen durch die Wandungen des Mittel- und Vorderhirns, von denen das letztere sich in einem schmalen, nach unten gerichteten Neuroporus nach außen öffnet. Der Neuroporus war im Flächenbild auf der Unterseite des vom Amnion bedeckten vorderen Kopfendes nicht mehr deutlich zu erkennen. Der Neuroporusspalt erhält sich bis zum 20. Schnitt, in den letzten Schnitten allerdings nur als spaltförmiger Einschnitt, nachdem einige Schnitte vorher schon das Lumen des Vorderhirns verschwunden ist. Im fünften Schnitt wird die Nervenleiste sichtbar, die auf der Dorsal- seite des geschlossenen Nervenrohres in den nächsten Schnitten als bald einen ansehnlichen Umfang annimmt. Im 10. Schnitt erscheint das Mesoderm. Dieses und die Nervenleiste wachsen einander entgegen und haben sich im zwölften Schnitt erreicht. Im 14. Schnitt hat sich die Trennung der beiden Medullarlumina vollzogen, und von nun an wird das untere, dem Vorderhirn angehörige allmählich kleiner, um schließlich ganz zu schwinden. Im 17. Schnitt läßt sich die Chordanlage, die mit dem Entoderm verwachsen ist, erkennen. Die Nervenleiste hat sich vom linken Mesoblast zurückgezogen und ist mit dem rechten in Verbindung getreten, um sich im 20. Schnitt hiervon wieder zu trennen. Mit dem 22. Schnitt kommen wir in den Bereich des Kopfdarmes. Die Gefäßanlagen neben der Chorda erscheinen als mit Plattenzellen ausgekleidete Lumina. Die Chorda hat sich vom Entoderm, das unter ihr medianwärts vorrückt, abgesetzt. Im 24. Schnitt haben die zugespitzten Entodermenden unter der Chorda einander erreicht, so daß von nun an die Chorda vom Kopfdarmraum getrennt liegt. Im 25. Schnitt zeigt die Chorda Halbkreisform und liegt dem Entoderm und Ectoderm dicht an, während sich das Mesoderm von ihr zurückgezogen hat. Im 26. Schnitt teilt sich der Mesoblast der linken Seite in seine beiden Blätter zur Parietalhöhle, während sich rechts die Trennung drei Schnitte später vollzieht. In den folgenden Schnitten hat sich die Chorda, die allmählich ovale Gestalt annimmt, vom Ectoderm entfernt. Das linke Gefäßlumen ist

geschwunden. Im 30. Schnitt legt sich die Chorda mit ihrer Unterseite in eine flache Mulde des Entoderms. Dieses zeigt an der Berührungsstelle eine hypochordale Verdickung, die jedoch in den nächsten Schnitten wieder verschwindet. Vom 33.—36. Schnitt wird auch das rechte Gefäßlumen undeutlich. Es erscheint unzweifelhaft, daß die Wandungen dieser Gefäße in loco aus dem Zellmaterial des Mesoblastes hervorgehen. In den folgenden Schnitten wird der ganze Embryo schmaler. Die Chorda rückt an das Ectoderm heran, um sich sofort wieder von ihm zu entfernen. Die Nervenleiste, die bis hierher zu verfolgen war, ist nicht mehr wahrzunehmen. Im 37. Schnitt erscheint die Hypochordaanlage wie im 30. Schnitt, verschwindet jedoch sogleich wieder. In den nächsten Schnitten finden sich indessen noch wiederholt Andeutungen derselben, ohne daß es zu einer bestimmten Ausbildung der Leiste kommt. Das Mesoderm nähert sich der Chorda und liegt ihr von nun an bald links, bald rechts an. Im 39. Schnitt hat sich die Öffnung des Kopfdarmes vollzogen. Entoderm und Ectoderm sind dicht an die Chorda herangerückt, die nunmehr rundliche Gestalt annimmt. Im 45. Schnitt zeigt sich auf beiden Seiten deutlich ein Ursegment, von denen das rechte ein spaltförmiges Lumen erkennen läßt. Im ganzen weist dieser Embryo acht deutlich abgesetzte Ursegmente auf. Von jetzt ab wird die Chorda höher und nimmt ovale Gestalt an. Im 52. Schnitt und den nächstfolgenden ist sie ihrer oberen Umgebung so dicht angelagert, daß sie vom Medullarectoderm kaum abzugrenzen ist. Im 56. Schnitt plattet sich die Chorda auf ihrer Oberseite ab und nimmt jetzt dreieckige Gestalt an. Die Chorda wird im 61. Schnitt oval, auch werden ihre Grenzen gegen Entoderm und Ectoderm wieder deutlich sichtbar. Im 67. Schnitt ist die Chorda viereckig, wird dann rundlich und legt sich in eine entsprechende Nische des Medullarectoderms. Im 73. Schnitt treten die Seitenfalten des Amnion auseinander, und ist der hintere Rand des Amnion erreicht. Vom 95. Schnitt an bedingt die größer werdende kreisrunde Chorda, die sich eng an das Medullarrohr anlegt, eine Vorwölbung der Ventralseite. Im 100. und 101. Schnitt läßt sich die Medullarnaht erkennen, die indessen im nächsten Schnitt wieder vollständig schwindet. Im 103. Schnitt ist das geschlossene Medullarlumen, das bisher schmal erschien, kreisrund geworden und rückt in den folgenden Schnitten allmählich tiefer (Textfig. 3a), wobei es sich verkleinert, so daß es im 107. und 108. Schnitt (Textfig. 3b) nur als feiner Punkt wahrzunehmen ist; es stellt jetzt den *Canalis neurentericus* dar. Gleichzeitig plattet sich die Chorda unten ab und geht in

die Wandung des Kanals über. Im 108. Schnitt erscheint unten auf dem Primitivhöcker eine Mulde, die im 109. Schnitt zu einem trichterförmigen Ausschnitt, der die untere Mündung des *Canalis neurentericus* darstellt, sich vertieft hat. (Textfig. 3c.) Die Wandung wird von einem hohen, dem Medullarepithel ähnlichen Cylinderepithel gebildet. Der Primitivhöcker bleibt in der Serie noch lange als anfangs halb-



Textfig. 3 a—c.

kugeliger Vorsprung, der allmählich flacher und flacher wird, nachweisbar. Das Entoderm wird unter ihm alsbald wieder deutlich.

Von den fünf untersuchten Embryonen, die auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe von 8—10 Ursegmenten standen, mögen noch zwei beschrieben werden.

Embryo 6a ist schwach gekrümmt. Die Kopffalte bedeckt fast die Hälfte des Körpers. Der *Porus neurentericus* auf der Unterseite ist sehr deutlich.

#### Serienbeschreibung.

Im siebenten Schnitt erscheint links, im zehnten rechts der *Mesoblast*. Im 18. Schnitt bahnt sich die Trennung des linken *Meso-*

blasts in seine beiden Blätter an. Der rechte Mesoblast teilt sich einige Schnitte später. Im 19. Schnitt wird der Kopfdarm getroffen. Die Chorda hat zunächst eckige Gestalt. Im 38. Schnitt nimmt die Chorda Halbkreisform an, wird dann rundlich und zeigt vom 54. Schnitt ab ovale Gestalt. Der hintere Rand der Amnionfalte ist im 43. Schnitt erreicht. Vom 79. Schnitt an beginnt die Chorda an Stärke zuzunehmen und bedingt eine Vorwölbung der Unterseite des Embryos. Vom 84.—87. Schnitt wird in der dorsalen Wand des Medullarrohres eine sehr schmale Nahtspalte sichtbar. Das Medullarlumen geht in den *Canalis neurentericus* über. Im 89. Schnitt ist die Chorda breit mit dem Medullarectoderm verwachsen. Die untere Mündung des Kanals erscheint als tiefer Spalt im 91. Schnitt, ähnlich der Textfigur 3c.

Der Embryo 6 $\beta$  stellt ein etwas weiter entwickeltes Stadium dar. Die Kopfkappe des Amnion bedeckt etwa zwei Drittel des gekrümmten Embryos. Von der Medullarnaht ist im Flächenbild nichts mehr zu erkennen. Auf der Unterseite ist der runde Porus des *Canalis neurentericus* in der Mitte des Primitivhöckers sehr gut sichtbar.

#### Serienbeschreibung.

Im neunten Schnitt ist das Medullarrohr an seiner Umbiegungsstelle getroffen. In den folgenden Schnitten vollzieht sich die Trennung in das ventrale und dorsale Medullarrohr (Vorder- und Mittelhirn). Das Mesoderm erscheint im 17. Schnitt. Der 19. Schnitt trifft den Kopfdarm. Die Chorda erscheint als ovaler Zellenkomplex. Der umgebene Teil der Kopfanlage läßt sich bis zum 23. Schnitt verfolgen. Im 24. Schnitt beginnt sich das linke Mesoderm in seine beiden Blätter zur Parietalhöhle zu spalten. Der Kopfdarm öffnet sich im 28. Schnitt. Auch rechts beginnt sich der Mesoblast zu teilen. Im 39. Schnitt tritt links das erste Ursegment auf. Die Chorda hat rundliche Form angenommen, gegen das Ectoderm ist sie abgeplattet. Im 40. Schnitt erscheint auch rechts das erste Ursegment. Im 78. Schnitt trennt sich das Amnion in seine beiden Seitenfalten. Vom 96. Schnitt an wird die Chorda stärker und bedingt eine Vorwölbung auf der Unterseite. Das Medullarlumen, welches direkt in die Lichtung des *Canalis neurentericus* übergeht, wird vom 101. Schnitt an immer tiefer angetroffen. Im 104. Schnitt verschmilzt die Chorda breit mit dem Medullarectoderm. Der Primitivhöcker der Unterseite wird breiter und zeigt eine Mulde, welche im 104. Schnitt zu einem tiefen Ausschnitt, der unteren Mündung des neurenterischen Kanals,

geworden ist. Bis zum 112. Schnitt ist der Medullarstrang noch deutlich abgegrenzt, dann wird das Gewebe in den nun folgenden Schnitten durch den Primitivhöcker blastemartig.

#### Fig. 7. Oberseite.

Der Embryo zeigt eine recht starke Krümmung. Der Hirnteil hat sich auf die linke Seite gelegt. Das Amnion hat sich fast zum Primitivbereich vorgeschoben. Die sich erhebenden Schwanz- und Seitenfalten umgeben als ovales Feld den hinteren Teil des Embryos. Von der hinteren Begrenzung des Amnion zieht sich in der Medianlinie ein heller Streifen nach vorn, die Amnionnaht. Der vordere Teil des Amnion umgibt das Kopfende nur locker und läßt von der Hirnanlage wenig erkennen, während es sich nach hinten enger um den Embryo legt. Der nicht vom Amnion bedeckte sichtbare Teil des Medullarrohres verbreitert sich nach hinten ein wenig, um sich dann zu verlieren. Die Untersuchung der Serie wird zeigen, daß noch ein schmaler vorderer Neuroporus vorhanden ist. Von einer Medullarnaht ist hinten nichts mehr zu sehen.

#### Unterseite.

Von dem Kopfteil lassen die Falten des Amnion nicht viel erkennen. Nur das Vorder- und Mittelhirn und die Herzanlage sind deutlich. Der rundliche Porus neurentericus ist in die Mitte des Primitivhöckers gerückt. Die Chorda verliert sich in der tiefen schmalen Darmrinne.

#### Serienbeschreibung.

Im vierten Schnitt zeigt sich ventral ein Spalt, der tief dorsalwärts eindringt, der Beginn des vorderen Neuroporus, welcher letzterer sich bis zum 27. Schnitt verfolgen läßt. Der Mesoblast erscheint auf beiden Seiten. Weiterhin beginnt sich die Trennung des Medullarlumens des Vorderhirns von dem des Mittelhirns vorzubereiten. Im elften Schnitt wird die Nervenleiste sichtbar, die sich nach unten vorschiebt, bis sie den Mesoblast erreicht hat. Im 13. Schnitt erscheinen als niedrige stumpfe Höcker der Hirnwand die Augenblasen, deren Lumina mit denen der Hirnblase breit in Verbindung stehen. Im 18. Schnitt wird das Lumen des umgebogenen Vorderhirns isoliert getroffen. Im 23. Schnitt zeigt sich zuerst die Chorda als längliche Zellmasse zwischen dem Vorderhirn und dem Querschnitt des dorsalen Medullarrohres. Das Lumen des Kopfdarmes erscheint erst im

27. Schnitt. Im 26. und 27. Schnitt lassen sich deutlich die Gefäßanlagen als mit Epithel ausgekleidete Hohlräume im Mesoderm neben der Chorda erkennen. In den folgenden Schnitten werden sie wieder undeutlich. Die Chorda wird jetzt sehr deutlich der Quere nach getroffen. Sie hat eckige Gestalt und ist vom Entoderm noch nicht getrennt. Im 30. Schnitt ist das vordere ungebogene Kopfende des Embryos nicht mehr getroffen. Die Chorda nimmt ovale, dann im 32. Schnitt wieder eckige Gestalt an. Zwischen Entoderm und Chorda hat sich in diesem Schnitt eine Mesoblastschicht gelegt. In den folgenden Schnitten zeigt die Chorda rundlichen bis dreieckigen Querschnitt. Im 34. und 35. Schnitt treten wieder die Aortenanlagen zu beiden Seiten der Chorda auf. Im 35. Schnitt setzt sich der unter der Chorda gelegene Entodermteil als fast kreisrunder Querschnitt deutlich von dem daneben liegenden seitlichen Entoderm des Kopfdarmes ab, ohne aber aus dem Niveau des Entoderms herauszutreten; er bildet den vorderen Abschnitt der hypochordalen Leiste. Indessen verschwindet diese Abgrenzung sechs Schnitte darauf wieder. Die Chorda nimmt in den folgenden Schnitten halbkreisförmige Gestalt an und liegt mit ihrer konvexen Unterseite in einer entsprechenden Mulde der hypochordalen Leiste. Im 37. Schnitt sind die Lumina der Aortenanlagen wieder undeutlich geworden. Zwischen Medullar-ectoderm und Chorda hat sich eine dünne Mesoblastschicht geschoben. Im 38. Schnitt bahnt sich auf der rechten Seite eine Trennung der beiden Mesoblastblätter zur Parietalhöhle an, und zwei Schnitte weiter auch links. Im 40. Schnitt ist die hypochordale Leiste kaum noch als verdicktes Entoderm zu erkennen. Sie erscheint dann später noch einige Male, ohne die Ausbildung, wie sie sie bei ihrem ersten Auftreten hatte, wieder zu erlangen. Im 41. Schnitt erscheinen seitlich unterhalb des Kopfdarmes zwischen Entoderm und Herzplatte des Mesoderms Hohlräume, welche die paarigen Herzanlagen darstellen. Späterhin erhalten diese Hohlräume eine zarte Epithelauskleidung. Die Herzanlagen wachsen einander entgegen, doch kommen sie bei diesem Embryo noch nicht zur Vereinigung. Die Chorda nimmt fast kreisförmige Gestalt an, wird dann eckig und rundet sich im 47. Schnitt nach unten hin wieder ab, bleibt aber oben mehr oder weniger abgeplattet. Im 50. Schnitt öffnet sich der Kopfdarm. Im 52. Schnitt erscheint das vorderste Ursegment auf der rechten Seite und zwei Schnitte weiter auch auf der linken Seite. Im ganzen habe ich bei diesem Embryo elf deutlich abgesetzte Ursegmentpaare gefunden. Im 53. Schnitt ist die Herzanlage rechts und im folgenden

Schnitte auch links geschwunden. Im 55. Schnitt wird die Epithelauskleidung der Aortenanlagen sehr deutlich und ist dann in den folgenden Schnitten mehr weniger gut zu erkennen. Im 65. Schnitt wird die Chorda durch die Aortenanlagen, die medianwärts zusammenrücken, vom Ectoderm getrennt. Im 83. Schnitt berührt die Chorda wieder das Entoderm, trennt sich bald von ihm, um sich dann abermals an dasselbe anzulegen. Im 70. Schnitt zeigt sich noch einmal die linke Aortenanlage sehr deutlich, verschwindet aber schon in den nächsten Schnitten. Im 93. Schnitt wird die Chorda rundlich und legt sich mit ihrer Oberseite in eine entsprechende Nische des Medullarectoderms, plattet sich dann etwas ab, um abermals rundliche Gestalt anzunehmen. Vom 115. Schnitt ab wird sie bedeutend stärker und verursacht unten eine mediane Hervorragung. Das Medullarlumen erscheint beim Übergange in den Canalis neurentericus im 125. Schnitt rundlich, dann halbmondförmig und im 127. Schnitt dreieckig. In diesen Schnitten rückt es allmählich immer mehr ventralwärts. Im 129. Schnitt ist die Chorda breit mit der Wandung des Canalis neurentericus verwachsen. Im 131. Schnitt hat sich der Kanal nach unten geöffnet. Vom 136. Schnitt an wird das Gewebe des Primitivknotens blastemartig. Eine im Schnitt hervortretende Allantoisanlage ist noch nicht zu erkennen.

Etwas weiter entwickelt war der nicht abgebildete Embryo 7 $\alpha$ . Dieser Embryo ist schwach gekrümmt. Die vordere Partie hat sich auf die linke Seite gelegt. Die Kopfkappe des Amnion bedeckt zwei Drittel des Embryos. Die Scheitelbeuge ist stark ausgeprägt, da das vordere Ende des Kopfteiles sich fast rechtwinkelig abgebogen hat.

#### Serienbeschreibung.

Die ersten Schnitte treffen beide Hirnwülste, die auf der Unterseite durch einen keilförmigen Ausschnitt, den Neuroporus, getrennt werden. Im fünften Schnitt tritt die Anlage der rechten und im folgenden Schnitt die der linken Augenblase auf. Ihre Lumina stehen breit mit dem Lumen der Hirnblase in Verbindung. Im 13. Schnitt erscheint auf beiden Seiten der Mesoblast. Im 17. Schnitt wird das Medullarrohr zweimal getroffen als dorsales geschlossenes Rohr (Mittelhirn), und ventralwärts umgebogenes, unten offenes Rohr (Vorderhirn). Die Anlagen der Augenblasen sind bis zum 21. Schnitt zu verfolgen. Das Lumen des umgebogenen Hirnteiles ist im 22. Schnitt geschwunden. Die Chorda wird deutlich. Im 25. Schnitt zeigt sich

der Kopfdarm. Die Chorda hat ovale Gestalt angenommen. Das Mesoderm hat sich in dünner Lage zwischen Chorda und Medullarrohr geschoben. Im 31. Schnitt zeigt die Chorda eckige Gestalt. Vom 35. Schnitt an wird sie breiter und nimmt ovale Form an. Im 38. Schnitt beginnt die Parietalhöhle. Im 44. Schnitt öffnet sich der Kopfdarm und die Herzanlage schwindet wieder. Im 49. Schnitt tritt die hypochordale Leiste als Verdickung des Entoderms auf. Im 128. Schnitt beginnt die Chorda an Stärke zuzunehmen und die Unterseite des Embryos vorzuwölben. Im 138. Schnitt ist die Chorda mit dem Ectoderm verwachsen. Das spaltförmige Lumen des Medullarrohres senkt sich und geht allmählich in den *Canalis neurentericus* über, dessen untere Mündung im 142. Schnitt als tiefer Ausschnitt der Unterseite getroffen wird. Vom 146. Schnitt an wird das Gewebe blastemartig. Der Medullarstrang ist noch einige Schnitte zu verfolgen.

#### Fig. 8. Oberseite.

Die in ihrem vorderen Teile fast rechtwinkelig umgebogene Hirnanlage des gekrümmten Embryos hat sich auf die linke Seite gelegt. Das rechte Augenbläschen schimmert deutlich durch das Amnion hindurch, auch lassen sich die drei Hirnbläschen erkennen. Das Amnion hat sich nicht weiter vorgeschoben. Wie beim vorigen Embryo umgibt es den vorderen Teil nur locker, während es sich nach hinten zu fester um den Embryo legt. Eine Amnionnaht ist nicht sichtbar. Schwanz- und Seitenfalten treten deutlicher hervor. Sonst gleicht die hintere Partie der des vorigen Embryos.

#### Unterseite. (Fig. 8a).

Die Unterseite läßt die Hirnanlage besser erkennen. Hirn- und Augenbläschen heben sich deutlich ab. Eine leichter Schatten verrät die erste Andeutung der Hörgrube. Der Primitiv- oder Caudalhöcker zeigt in der Mitte einen runden *Porus neurentericus*. Nach vorn geht der Höcker in die Chorda über, die sich bald in der schon vertieften Darmrinne verliert.

#### Serienbeschreibung.

So sehr auch dieser Embryo dem der Fig. 7 in der äußeren Erscheinung gleicht, so zeigt er doch in seiner inneren Organisation wesentliche Fortschritte. In den ersten Schnitten wird die Wandung des Mittel-, Zwischen- und Vorderhirns getroffen. Das Zwischenhirn ist als

schwache Ausweitung erkennbar. Ein Neuroporus ist in den ersten Schnitten nicht vorhanden. Im sechsten Schnitt bahnt sich rechts die Bildung der Augenblase an. Im 8. Schnitt wird ihr Lumen getroffen. Auch auf der linken Seite beginnt sich die Augenblase zu zeigen. Im 11. Schnitt erscheint das linke Lumen der Augenblase. Im 13. Schnitt tritt das Lumen der rechten und zwei Schnitte weiter auch das der linken Augenblase mit der Lichtung des Gehirns in Verbindung. Im 14. Schnitt ist das Medullarlumen des Hauptteiles von dem des umgebenen Kopfes isoliert getroffen. Das Vorderhirn öffnet sich im 16. Schnitt ventralwärts in einem Neuroporus, welcher sich als schmaler Spalt bis zum 27. Schnitt, d. h. bis zum hintersten Ende des Vorderhirns verfolgen läßt, nachdem fünf Schnitte vorher schon die Lichtung des Vorderhirns verschwunden ist. Im 20. Schnitt treten im Mesoblast des Kopfes zuerst die Gefäßanlagen auf. Von den Augenblasen ist nichts mehr zu sehen. Im 23. Schnitt wird das Lumen des Kopfdarmes getroffen, das alsbald einen T-förmigen Querschnitt zeigt. Drei Schnitte vorher wurde die Chorda, die zunächst unregelmäßige Gestalt zeigt, sichtbar. Der vorderste umgebogene Hirnteil ist isoliert und wird von nun an kleiner, um im 28. Schnitt gänzlich zu schwinden. Im 28. Schnitt besitzt das Entoderm unter der Chorda, ähnlich wie bei dem vorigen Embryo, eine fast kreisförmige Verdickung, welche das daneben befindliche Entoderm überragt und sich sehr deutlich davon abhebt, dabei aber doch nicht den Zusammenhang mit dem Entoderm verliert. An den nach oben vorragenden Teil dieser Entodermverdickung stoßen die beiden Aortenquerschnitte. Diese hypochordale Entodermleiste erhält sich in verschiedener Deutlichkeit bis zum 56. Schnitt und ist bisweilen der Unterfläche der Chorda innig angelagert. Die Chorda selbst stellt im 28.—30. Schnitt einen breiten, oben planen, unten konvexen Zellenkomplex dar, der vom Ectoderm und Mesoderm getrennt ist. Die Seitenäste des T-förmigen Kopflarmquerschnittes werden alsbald zu dem ersten Schlundtaschenpaar, dringen seitlich gegen das Ectoderm vor und berühren, als erste Schlundtasche, jederseits in dem 28. bis 30. Schnitt mit ihrem Entoderm das Ectoderm. In den folgenden Schnitten ist auch schon das zweite Schlundtaschenpaar angedeutet, erreicht aber noch nicht das Ectoderm. Im 29. Schnitt beginnt erst links und im 30. Schnitt auch rechts neben dem Medullarrohr die Ectodermverdickung der Labyrinthplatte. Im 32. Schnitt senkt sie sich erst links und im nächsten Schnitt auch rechts zu einem flachen, aber deutlichen Hörgrübchen ein, welches im 42. Schnitt

verschwindet. Im 31. Schnitt ist die rechte Aortenanlage undeutlich geworden, während die linke ganz geschwunden ist. Im 32. Schnitt haben sich Entoderm und Ectoderm dicht an die Chorda gelegt. Die Aortenanlagen werden wieder sichtbar und zeigen eine aus Plattenepithel bestehende Wandung. Im 35. Schnitt wird die Chorda schmaler. Im 38. Schnitt erscheint zuerst links, im 40. auch rechts die Parietalhöhle. Später fließen beide unter der Herzanlage zusammen, da das Mesocardium inferius alsbald schwindet. Die von der Parietalhöhle umschlossene, aus den vereinigten Herzplatten und dem Endothelrohr bestehende Herzanlage besitzt in ihrem mittleren Teil schon die Form eines S-förmig gebogenen Schlauches. Vom 52. Schnitt ab läßt sich das Mesocardium inferius wieder nachweisen. Im 47. und 48. Schnitt kommt das vorderste Paar der Ursegmente zur Beobachtung, in dem 52. und 53. Schnitt fällt die Lichtung des zweiten Ursegmentpaares. Im ganzen habe ich bei diesem Embryo 15 Ursegmentpaare angelegt gefunden. Im 54. Schnitt werden die Aortenlumina wieder deutlich und lassen eine Epithelauskleidung erkennen. Vom 55. Schnitt ab öffnet sich der Kopfdarm nach unten und trennt damit die Herzanlagen, die letzteren hören alsbald auf. Gleichzeitig legen sich die Aortenanlagen aneinander und trennen auf diese Weise Entoderm und Chorda. Im 68. Schnitt liegt die Chorda, abgesehen von ihrer Oberseite, die das Medullarectoderm berührt, von dem benachbarten Gewebe isoliert. Doch ist das Mesoderm wieder im folgenden Schnitt dicht an die Chorda herangerückt und überzieht selbst ihre Unterseite. Im 79. Schnitt hat die Chorda die Gestalt eines Dreiecks angenommen. In den folgenden Schnitten rundet sie sich ab, nimmt dann ovale Gestalt an und legt sich so dicht mit ihrer oberen Konvexität in eine entsprechende Nische des Ectoderms, daß die Grenze kaum zu erkennen ist und erst im 90. Schnitt wieder deutlich wird. Im übrigen bieten diese und die folgenden Schnitte, welche durch die Ursegmentpaare und die vertiefte Darmrinne gehen, nichts Bemerkenswertes. Im 116. Schnitt ist die Chorda fast kreisrund und zeigt nur oben eine schwache Abplattung. Das Entoderm liegt ihr wieder an. Im 169. Schnitt öffnet sich das Amnion, die linke Aortenanlage ist geschwunden und im folgenden Schnitt auch die rechte. Von nun an nimmt die Chorda an Größe zu und bedingt eine Vorwölbung auf der Unterseite. Etwa vom 170. Schnitt an beginnt das Ectoderm neben dem Medullarrohr sich stark zu verdicken, so daß die Oberfläche der Embryonalanlage im Querschnitt geradlinig wird. Im 182. Schnitt schwindet die Grenze

zwischen Chorda und Medullarectoderm. In den folgenden Schnitten wird das spaltförmige Lumen des Medullarrohres immer tiefer angegriffen und geht in den *Canalis neurentericus* über. Im 183. Schnitt bildet sich eine schwache Mulde auf dem Primitivhöcker. Im 184. und 185. Schnitt wird diese Mulde zu einem tiefen, spaltförmigen Ausschnitt, der die untere Mündung des Kanals darstellt. Im 186. Schnitt wird die Grenze zwischen Medullarstrang und Mesoderm undeutlich. Der Caudalknoten bildet einen nach unten abgerundeten, relativ flachen Höcker, der oben von dem verdickten Ectoderm bedeckt wird und allmählich nach hinten hin sich abflacht. Die Grenze zwischen Mesoderm und dem verdickten Ectoderm bleibt noch lange deutlich. Nachdem sich das Cölon unter den Caudalknoten fortgesetzt hat, wird auch auf diesem Stadium eine Allantoisanlage noch nicht erkennbar.

### Zusammenfassung der Resultate.

#### Gehirnanlage und Medullarrohr.

In den jüngsten hier in Betracht kommenden Stadien erscheint die Hirnanlage als vordere Verbreiterung der Medullarplatte. Eine Furche, das vordere Ende der Medullarrinne, teilt die Hirnplatte in zwei Teile. In der weiteren Entwicklung wird durch die tiefer einschneidende Medullarfurche die Hirnanlage in zwei annähernd kolbenförmige Höcker geschieden. Die Fig. 1—4 stellen solche Stadien dar.

In den Stadien, welche in ihrer Organisation dem in Fig. 4 dargestellten Embryo gleichen, beginnt sich das Kopfende ventralwärts umzubiegen und auf die linke Seite zu legen. Die Fig. 7 und 8 stellen Embryonen dar, bei denen die Hirnanlage rechtwinkelig umgebogen ist und sich der vordere Körperteil auf die linke Seite gelegt hat. Die Umbiegungsstelle, die Scheitelbeuge, läßt das Mittelhirnbläschen deutlich hervortreten. Auch die beiden andern Hirnbläschen sind deutlich zu erkennen, ebenso das primäre Augenbläschen jederseits, welches sich besonders auf der Unterseite der Fig. 8 schon plastisch abhebt.

Die Medullarrinne im Bereich des späteren Rückenmarks stellt im Anfang eine breite, im mittleren Bereich etwas schmalere Furche dar, die von zwei Wülsten begrenzt wird. An ihrem hinteren Ende läuft sie kurz vor dem Primitivbereich in eine flache Mulde aus und verliert sich dann allmählich auf dem Primitivbereich selbst. Dadurch, daß sich die Medullarwülste medianwärts entgegenwachsen, schließt sich in bekannter Weise die Medullarrinne zum Medullarrohr. Der Verwachsungsprozeß beginnt hinter der Hirnanlage, nach vorn

und hinten fortschreitend. Am vorderen Ende des Embryos und kurz vor dem Primitivbereich hält sich das Medullarrohr noch verschieden lange offen. In den Stadien, die den Fig. 5 und 6 entsprechen, ist am hinteren Ende die Medullarrinne zum Rohr geschlossen, doch ist es noch nicht zur vollständigen Verwachsung gekommen. Erst in den letzten hier dargestellten Embryonen ist der Verwachsungsprozeß hinten abgeschlossen. Am vorderen Ende klafft aber auch in diesen Stadien noch das Medullarrohr, und noch in dem Embryo der Fig. 8 ließ sich die Öffnung des vorderen Neuroporus in den Schnittbildern deutlich nachweisen.

Wie schon C. K. HOFFMANN 1886 (28) bei Schlangembryonen von 10—12 Ursegmenten nachgewiesen hat, legt sich die Nerven- oder Ganglienleiste im Bereich der Gehirnanlage als ansehnliche Zellanhäufung früh an. Auch ich habe bei *Anguis* schon bei den Embryonen auf den Stadien der Fig. 4 und 5 im vorderen und mittleren Bereich der Gehirnanlage dorsalwärts eine größere Zellenanhäufung festgestellt, welche mit dem Ectoderm und Medullarepithel medianwärts zusammenhängt, sich lateralwärts aber frei zwischen beide Zelllagen keilförmig vorschiebt. Die Bilder, welche ich in meinen Präparaten erhielt, gleichen sehr den Figuren, welche C. K. HOFFMANN in seiner zitierten Arbeit auf Tafel XII in den Figuren 1—3 darstellt.

#### Primitivbereich.

Der Primitivbereich setzt sich im Oberflächenbilde von dem vorderen Teil des Embryo nicht ab, sondern der Übergang ist ein ganz allmählicher und findet unter Verbreiterung zu einer etwa spatelförmigen, hinten abgerundeten, wenig hervortretenden Platte statt. Bei Lupenbetrachtung war im Oberflächenbilde von einer Primitivrinne nichts mehr zu erkennen. Auf der Unterseite erhebt sich hinten ein Höcker etwa von der Gestalt eines Obstkernes, der Primitivhöcker und spätere Caudalhöcker, von dem sich nach vorn in der Medianlinie eine Leiste, die Chorda, fortsetzt, die anfangs deutlich aus dem Niveau der Unterfläche hervortritt, nach vorn aber niedriger wird und spitz zuläuft, um sich im Kopfdarm allmählich zu verlieren. Auf dem Primitivhöcker findet sich die untere Ausmündung des KUFFERSchen bzw. neurenterischen Kanals.

Diese Ausmündung war bei allen Embryonen sehr deutlich und stellte meist ein trichterförmiges Loch von gewöhnlich kreisförmiger oder ovaler, seltener etwas unregelmäßiger Begrenzung dar. Nach hinten schloß sich daran bei den älteren untersuchten Stadien eine

kurze vertiefte Rinne an, so daß der Porus dadurch in seiner Gesamtbegrenzung leicht biskuitförmig werden konnte. Vgl. Fig. 9, 10 und 11 der Tafel XVI.

In den Querschnitten fällt zunächst das Verhalten der Chorda vor dem Primitivbereich auf. Diese verändert sich im Vergleich mit ihren vorderen Partien in der Weise, daß sie bedeutend stärker wird. In den jüngsten Stadien behält sie im Querschnitt ihre ovale Gestalt bei. Auch in den älteren Embryonen zeigt die Chorda, die vorher oben plan war, kurz vor dem Primitivbereich einen ovalen oder auch rundlichen Querschnitt. Sie liegt dann mit ihrer oberen Konvexität in einer entsprechenden Nische des Medullarectoderms. In den weiter fortgeschrittenen Stadien (Fig. 4) bleibt die Chorda meist oben plan. In den ältesten hier in Betracht kommenden Stadien zeigt sie im Querschnitt meist nahezu runde Form mit einer mehr oder weniger ausgeprägten dorsalen Abplattung.

Im Primitivbereich geht die Chorda bei den jüngeren Embryonen zunächst in das Mesoderm und dann in das Ectoderm über. In den Stadien, die der Fig. 3 entsprechen, kann auch Mesoderm und Ectoderm zugleich mit der Chorda verschmelzen, in der Regel findet aber, wie in allen späteren Embryonen, zunächst eine Verschmelzung der Chorda mit dem Medullarectoderm und dann erst mit dem Mesoderm statt. Hat sich in den von vorn nach hinten untersuchten Serienschnitten die Verschmelzung vollzogen, so wölbt sich der Primitivbereich nach unten als Primitivhöcker vor.

Was den KUPFFERSCHEN und neurenterischen Kanal anbetrifft, so stehen meine Resultate in Übereinstimmung mit den Befunden, welche bei den Sauriern, speziell bei *Lacerta*, von früheren Forschern erhalten wurden und welche zuerst eingehender von STRAHL (10, 12, 13, 19) beschrieben worden sind. Auch ich konnte bei den von mir untersuchten *Anguis*-Embryonen kein Verschlussstadium, wie es bei den Schlangen der Regel nach auftritt, nachweisen, vielmehr geht der KUPFFERSCHE Kanal nach Anlage des hinteren Teiles des Medullarrohres direkt in den neurenterischen Kanal über und bleibt dauernd durchgängig, wie schon aus dem an der Unterseite des Primitivhöckers persistierenden Porus neurentericus ersichtlich ist. Die Länge des an sich recht kurzen Kanals variiert. Der Querschnitt der Textfigur 2 zeigt den Kanal eines Embryo, der in seiner Ausbildung zwischen den in Fig. 3 und 4 der Tafel XV abgebildeten steht. Der Kanal ist hier sehr kurz und verläuft in dorsoventraler Richtung, so daß er in diesem einen Schnitte in seiner ganzen Länge getroffen wird. Sonst aber war der Kanal

länger und ging von oben nach hinten in seine untere Öffnung über, so daß er in zwei bis mehreren Schnitten nachweisbar wurde.

Die histologischen Verhältnisse der Kanalwand sind ähnlich, wie bei *Lacerta*. Auch bei *Anguis* wird das Lumen des Kanals in den von mir untersuchten Stadien von einem hohen, sehr deutlichen, radiär angeordneten Cylinderepithel gebildet, welches oben direkt in das Medullarepithel übergeht und sich nach unten auch auf den trichterförmig verbreiterten Porus fortsetzt, so daß die im Querschnitt oft lippenartig gewulsteten Ränder des Porus von Cylinderepithel überzogen werden. Das dünne Entoderm dringt bis an die Trichteröffnung vor.

Mit Bezug auf die Allantois ist zu erwähnen, daß auch in den ältesten der vorliegenden Stadien eine Andeutung noch nicht zu erkennen war. Dies steht in Übereinstimmung mit den Angaben CORNING'S (57), dem schon das späte Auftreten der Allantois bei *Anguis* auffiel und der ihre früheste Anlage erst bei *Anguis*-Embryonen mit 27 Ursegmenten feststellen konnte.

#### Chorda und hypochordale Leiste.

Die Chorda erscheint im Flächenbilde der Unterseite als ein leistenförmiger Fortsatz des Primitivhöckers, der nach vorn sich verjüngt und in der Kopfdarmnische verschwindet. In den Schnittserien treffen wir die Chorda in ihren vordersten Partien als eine Entodermverdickung an. Zunächst bleibt sie mit dem Entoderm im Zusammenhang, bis sich dieses durch seitliche Einschnitte trennt und unter der Chorda medianwärts vorrückt. Bis es zur Vereinigung der Entodermenden gekommen ist, erhält sich eine flache, schmale Rinne, so daß die Chorda eine Zeitlang frei über dem Subgerminalraum liegt. Das Querschnittsbild der Chorda ist nach dem Alter und der Körpergegend der Embryonen sehr verschieden. In den frühesten, hier in Betracht kommenden Stadien hat die Chorda eine bikonvexe, linsenförmige Gestalt. Die obere Konvexität liegt in einer entsprechenden Nische des Ectoderms. Je mehr sich die Chorda dem hinteren Ende nähert, um so mehr wird ihr Querschnitt oval. (Über das Verhalten der Chorda kurz vor dem Primitivbereich vgl. das vorige Kapitel.) In den weiter entwickelten (den Embryonen 2 und 3 entsprechenden) Stadien zeigt die Chorda schon gleich bei ihrem Erscheinen auf dem Querschnitt rundliche bis ovale Gestalt, um dann Mondsichelform anzunehmen, weiterhin wird sie eckig und besitzt schließlich wieder einen ovalen Querschnitt. In den Stadien, die die Fig. 4—8 repräsentieren,

gibt die Chorda eine sehr mannigfache Gestaltung zu erkennen, um vor dem Primitivbereich die oben erwähnten Veränderungen zu erfahren.

In den Stadien, die der Fig. 4 entsprechen, läßt sich zuerst eine Andeutung der hypochondralen Leiste nachweisen, welche PRENANT (68, 69) bei Reptilien als »lame pharyngienne« ausführlich beschrieben und mit der Hypochorda der Ichthyopsiden homologisiert hat<sup>1</sup>.

Diese Andeutung besteht in einer Verdickung des Entoderms auf der Höhe des Kopfdarmes, die dadurch entsteht, daß die Entodermzellen wie bei der Bildung der Chorda höher werden und sich gegen das seitliche Entoderm etwas absetzen. Der gleiche Vorgang wiederholt sich noch einige Male in gewissen Abständen. In den späteren von mir untersuchten Stadien bildet sich aber aus dieser Entodermverdickung eine deutliche Entodermleiste heraus, welche sich oft dicht an die Chorda anlagert und diese in einer rinnenartigen Vertiefung aufnehmen kann. Es stehen darin meine Ergebnisse mit den Beschreibungen PRENANTS im Einklang.

#### Bemerkungen mit Bezug auf die Entwicklung anderer Saurier.

Dem Studium der Saurierentwicklung hat sich von jeher das besondere Interesse der Embryologen, welche sich mit Reptilienentwicklung beschäftigt haben, zugewandt, so daß unsre Kenntnis gerade über die Entwicklung der Saurier, speziell der Lacerten, eine sehr vollständige ist. Von früheren Forschern<sup>2</sup>, welche die Entwicklung der Lacerten studiert haben, seien nur genannt KUPFFER, BENEKE, BALFOUR und C. K. HOFFMANN. Von den zahlreichen späteren Forschern muß vor allem STRAHL erwähnt werden, durch dessen umfassende und eingehende Untersuchungen unsre Kenntnis der Embryologie der Lacerten ihre wesentlichste Förderung erhalten hat. — K. PETER hat alle bekannt gewordenen Tatsachen über die Embryologie der Eidechse in seiner Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) auf Grund eigener Untersuchungen zusammenhängend dargestellt. Bei *Lacerta agilis* verschwindet die Primitivrinne wie bei *Anguis fragilis* relativ früh und ist bei der Erhebung des Amnion nur noch in den Schnittbildern angedeutet. Vor allem herrscht Übereinstimmung im direkten Übergang des KUPFFERSCHEN Kanals

<sup>1</sup> Vgl. auch M. A. NICOLAS. Sur la crête et la gouttière hypochondrales des embryons. L'Association des Anatomistes, 1. Session. 1899.

<sup>2</sup> Siehe das beigelegte Literaturverzeichnis.

zum Canalis neurentericus. Hier konnte STRAHL zuerst feststellen, daß sich der KUPFFERsche Kanal zwar verkürzt, aber ohne Verschlußstadium unmittelbar in den Canalis neurentericus übergeht. Der Kanal besteht aus zwei Abschnitten, aus einem vertikalen und einem horizontalen. Letzterer verkürzt sich allmählich in der Richtung von vorn nach hinten, bis er schließlich ganz schwindet, während der vertikale sich nach hinten umbiegt. Bei *Lacerta viridis* kann sich der Kanal auf fünf Schnitte ausdehnen, während er bei *Lacerta agilis* nur in zwei Schnitten vorgefunden wurde. Die histologischen Befunde der Kanalwandung stimmen überein mit den Befunden bei *Anguis fragilis*. Wie schon erwähnt, fällt das späte Auftreten der Allantois bei *Anguis* auf, die in den hier beschriebenen Embryonen auch in den ersten Anlagen nicht nachzuweisen ist, während bei *Lacerta* schon bei Embryonen von vier Ursegmenten sich die Allantoisbildung anbahnt.

Münster in W., im Juli 1909.

### Literaturverzeichnis.

1. 1811. EMMERT und HOCHSTETTER, Untersuchung über die Entwicklung der Eidechsen in ihren Eiern. REILS Archiv Bd. X.
2. 1834. C. E. v. BAER, Beitrag zu der Entwicklungsgeschichte der Schildkröte. MÜLLERS Archiv. 1834.
3. 1837. — Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Teil. Entwicklung der Reptilien. Königsberg 1837.
4. 1839. H. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
5. 1848. — Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
6. 1866. — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
7. 1878. v. KUPFFER und BENEKE, Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.
8. 1879. v. KUPFFER, Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz. 1879.
9. 1879. BALFOUR, On the early development of the lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitiv streak. Quart. Journ. New Ser. Vol. XIX.
10. 1880. H. STRAHL, Über den Canalis myelo-entericus der Eidechse. Marburg. Sitzungsber. 1880.
11. 1881. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. VETTER. Jena.
12. 1881. H. STRAHL, Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Arch. Anat. u. Phys. 1881. Anat. Abt.
13. 1881. — Über den Primitivstreifen der Eidechse. Marb. Sitzber.

14. 1882. C. K. HOFFMANN, Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. Archives Néerlandaises.
15. 1882. v. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Phys.
16. 1882. H. STRAHL, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882. Anat. Abt.
17. 1882. — Über die Entwicklung von *Lacerta agilis*, *vivipara* u. *viridis*. Marb. Sitzber. Juli 1882.
18. 1883. — Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. Archiv f. Anat. u. Phys. 1883.
19. 1883. — Über *Canalis neurentericus* u. Allantois bei *Lacerta viridis*. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883.
20. 1883. H. STRAHL, Über die Anlage des Gefäßsystems in der Keimscheibe von *Lacerta agilis*. Marb. Sitzber. Nov. 1883.
21. 1883. WELDON, Note on the early development of *Lacerta muralis*. Quart. Journ. of micr. sc. 1883.
22. 1883. SARASIN, C. F. Reifung und Furchung des Reptilieneies. Diss., Würzburg 1883.
23. 1884. ERDÖS, Entwicklung der Allantoishöhle bei den Eidechsen. Sitzber. der Akad. zu Budapest 1884.
24. 1884. C. K. HOFFMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Diese Zeitschr. 1884.
25. 1884. H. STRAHL, Über Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *Lacerta agilis*. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1884.
26. 1884. — Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*. Abhandl. d. SENCKENB. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1884.
27. 1885. H. STRAHL, Der Parablast der Eidechse. Marburger Sitzber. 1885.
28. 1886. C. K. HOFFMANN, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. 1886.
29. 1886. MITSUKURI und ISHIKAWA, On the formation of the germinal layers in Chelonia. Quart. Journ. of microsc. scienc. 1886.
30. 1887. H. STRAHL, Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechsen. Diese Zeitschr. 1887.
31. 1888. OSTROUMOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anz. Nr. 292.
32. 1889. — Über den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. Zool. Anz. Nr. 311.
33. 1888. — Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen (*Phrynocephalus helioscopus*). Kasan 1888.
34. 1890. C. K. HOFFMANN, Reptilien in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien.
35. 1890. CORNING, Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. f. mikrosk. Anat. 1890.
36. 1890. WILL, Bericht über Studien zur Entwicklungsgeschichte von *Platy-dactylus mauritanicus*. Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1890.
37. 1890. — Zur Entwicklungsgeschichte des Gecko. Biol. Centralbl.
38. 1891. MITSUKURI, On the paired origin of the mesoblast in Vertebrata. Anat. Anz. 1891.

39. 1891. MITSUKURI, Further Studies on the formation of the germinal layers in Chelonia. Journ. of the Coll. of scienc. Vol. V. 1891.
40. 1891. OPPEL, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XXXIX u. Anat. Anz. 1891 Nr. 19.
41. 1891. WENKEBACH, Der Gastrulationsprozeß bei *Lacerta agilis*. Anat. Anz. Jahrg. VI. 1891.
42. 1892. L. WILL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1) Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydictylus facetanus*). Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. VI. 1892.
43. 1892. JUNGLÖW, Über einige Entwicklungsvorgänge bei Reptilienembryonen. Med. Inaug.-Dissert. Kiel. S.-A. a. Anat. Hefte Bd. II. 1892.
44. 1892. K. MITSUKURI, Contributions to the Embryology of Reptilia. III. Further Studies on the formation of Germinal Layers in Chelonia. Journ. of the coll. of Science. Tokyo 1892.
45. 1892. MEHNERT, Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*. Morphol. Arb. Bd. I. 1892.
46. 1892. A. VOELTZKOW, On the Oviposition and Embryonic Development of the Crocodile. Translated from Ann. of Nat. Hist. (6). Vol. IX. Sitzber. der Königl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1891.
47. 1893. L. WILL, Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anz. Jahrg. VIII. 1893.
48. 1893. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien II. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria*). Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 1893.
49. 1893. — Über die Gastrulation von *Cistudo* u. Chelonia. Anat. Anz. 1893.
50. 1893. K. MITSUKURI, Preliminary Note on the Process of Gastrulation in Chelonia. Anat. Anz. 1893.
51. 1893. — On Mesoblast formation in Gecko. Anat. Anz. 1893.
52. 1893. A. VOELTZKOW, Über Biologie und Embryonalentwicklung der Krokodile. Sitzber. d. königl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1893.
53. 1894. E. MEHNERT, Über Entwicklung, Bau und Funktion des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen an *Emys lutaria taurica*. Morph. Arb. 1894.
54. 1894. K. MITSUKURI, On the Process of Gastrulation in Chelonia. Journ. of the college of Science of Imper. Univ. Sapaw. Tokyo 1894.
55. 1894. H. STRAHL, Zur Geschichte der Reptilienentwicklung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklsgesch. 1894.
56. 1894. K. MITSUKURI, Gastrulation in Chelonia. Journ. of the R. Microsc. Soc. London 1894.
57. 1895. H. K. CORNING, Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Morph. Jahrb. 1895.
58. 1895. — Teleostier und Reptilienentwicklung. Demonstration. Verh. d. Anat. Ges. auf der 9. Vers. in Basel 1895.
59. 1895. E. MEHNERT, Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruch bei Reptilien. Anat. Anz. 1895.
60. 1895. — Eine Erwiderung nach 2 Jahren. Ibid.

61. 1895. L. WILL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 3) Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (*Lacerta*). Zool. Jahresber. Abt. f. Anat. 1895.
- 61a. 1895. — Ergebnisse einer Untersuchung des Gastrulationsprozesses der Eidechse. Sitzungsber. d. königl. preuß. Akad. d. Wissensch. in Berlin 1895.
62. 1896. J. JANOSIK, Zur Allantoisentwicklung bei *Lacerta agilis*. Anat. Anz. 1896.
63. 1896. K. MITSUKURI, On the fate of the Blastopore, the Relations of the primitive Streak and the formation of the posterior End of the Embryo in *Chelonia*, together with Remarks on the nature of Meroblastic ova in Vertebrates. Journ. Coll. Sc. Tokyo 1896.
64. 1897. LEGGE, Sulla disposizione degli annessi fetali nel *Gongylus ocellatus* (Forsk.). Bull. della R. accademia medic. di Roma. Vol. XXII.
65. 1898. J. JANOSIK, Quelques remarques sur le développement de *Lacerta agilis*. Bibliogr. Anat. 1898.
66. 1898. H. SCHAUINSLAND, Zur Entwicklung von *Hatteria*. Sitzber. Akad. d. Wissensch. Berlin. Math.-phys. Kl. 1898.
67. 1898. L. WILL, Über die Verhältnisse des Urdarms und des *Canalis neurentericus* bei der Ringelnatter (*Tripodonotus natrix*). Sitzber. Akad. d. Wiss. Berlin. Math.-phys. Kl. 1898.
68. 1898. A. PRENANT, Un organe nouveau de l'embryon de Reptile comparable à l'hypocorde des Ichthyopsidés. Bibliogr. anat. Paris V.
69. 1898. — Contributions à l'embryologie des Reptiles. 1) Sur un organe des embryons des Reptiles comparable à l'hypocorde des Ichthyopsidés. Journ. Anat. Phys., Paris. XXXIV. Année.
70. 1899. H. SCHAUINSLAND, Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der *Sauropsiden*. Anat. Anz. 1899.
71. 1899. A. NICOLAS, Contribution à l'étude de la segmentation de l'œuf des Reptiles (Commun. préliminaire). Vol. jubil. du cinquante d. l. Société de Biol. de Paris.
72. 1900. H. SCHAUINSLAND, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Arch. mikr. Anat. 1900.
73. 1900. A. VOELTZKOW, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madagascariensis*. Abh. SENCKENBERG. naturf. Gesellsch. XXIV.
74. 1900. P. MITROPHANOW, Neue Beobachtungen über die erste Entwicklung der Reptilien. Arb. Zool. Labor. d. Univ. Warschau XXIX. (Russisch.)
75. 1901. E. BALLOWITZ, Ein Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte der Schlangen. Die Schicksale des Urmundes bei der Kreuzotter und der Ringelnatter. Verh. Anat. Ges. a. d. 15. Vers. Bonn, Ergänzungsh. z. 19. Bd. d. Anat. Anz. 1901.
76. 1901. — Die Gastrulation der Ringelnatter (*Tripodonotus natrix* Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Diese Zeitschr. LXX.
77. 1901. — Über Epithelabstoßung am Urmund. Deutsche med. Wochenschr. Bd. XXVII. Vereinsheil. Nr. 35.

78. 1901. U. GERHARDT, Die Keimblattbildung bei *Tripodonotus matrix*. Mit einem Vorwort von O. HERTWIG. Anat. Anz. Bd. XX. 1901.
79. 1901. A. VOELTZKOW, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße bei *Crocodylus madagascariensis*. Abh. herausg. v. d. SENCKENB. Naturf. Ges. 1901.
80. 1902. E. BALLOWITZ, Urmundbilder im Prostomstadium des Blastoporus bei der Ringelnatter. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1902.
81. 1902. J. KRAUTSTRUNK, Beiträge zur Entwicklung der Keimblätter von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte 1903.
82. 1902. H. STRAHL u. J. KRAUTSTRUNK, Über frühe Entwicklungsstadien von *Lacerta vivipara*. Anat. Hefte 1902.
83. 1903. E. BALLOWITZ, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* MERR.). I. Teil. Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schluß des Amnios. Jena 1903.
84. 1903. A. NICOLAS, La segmentation de l'œuf chez l'orvet (*Anguis fragilis*). Bibl. anat. 1903.
85. 1903. — Recherches sur l'embryogenèse des reptiles. III. Nouvelles observations relatives à la fécondation chez l'orvet (*Anguis fragilis*). C. R. Soc. biol. T. LV. 1903.
86. 1903. O. HERTWIG, Handbuch der vergleichenden u. experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1903.
87. 1903. JAN TUR, Sur la ligne primitive dans l'embryogénie de *Lacerta ocellata* Daud. Anat. Anz. Bd. XXIII.
88. 1903. SCHAUINSLAND, Zoologica. Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Zoologie. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. II. III. Stuttgart 1903.
89. 1903. KARL PETER, Bemerkungen zur Eidechsenentwicklung. Anat. Anz. Bd. XXIV.
90. 1903. A. NICOLAS, Démonstration de dessins d'une série de stades de segmentation chez l'orvet et de préparations et de dessins présentant au fond de profonds sillons des bourgeons souillants. Verh. Anat. Ges. Heidelberg.
91. 1903. — La segmentation de l'œuf chez l'orvet (*Anguis fragilis*). Bibl. anat. T. XII. 1903.
92. 1904. KARL PETER, Normen tafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). KEIBELS Normen tafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Viertes Heft. Jena 1904.
93. 1904. — Einiges über die Gastrulation der Eidechse. 6. Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIII.
94. 1905. E. BALLOWITZ, Die Gastrulation bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis*). I. Teil. Die Gastrulationserscheinungen im Flächenbild. Mit 10 Tafeln. Diese Zeitschr. 1905.
95. 1905. JAN TUR, Gastrulationsbildungen in der Entwicklung von *Lacerta ocellata*. Wszechsiviat Warschau. Bd. XXIV. Nr. 33.
96. 1906. JOSEPH KRULL, Die Entwicklung der Ringelnatter (*Tripodonotus matrix* Boie) vom ersten Auftreten des Proamnion bis zum Schlusse des Amnion. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. H. 1.

97. 1906. CHARLES L. EDWARDS and CLARENCE W. HAHN, Some Phases of the Gastrulation of the horned Toad, *Phrynosoma cornutum* Harlan. Amer. Journ. Anat. Vol. V. Nr. 3.
98. 1908. FLEISSIG, Die Entwicklung des Geckolabyrinthes. Anat. Hefte. 1. Abt. XXXVII.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Flächenbilder wurden nach den mit Boraxkarmin gefärbten Präparaten angefertigt. Die Embryonen lagen in Alkohol auf dunkler Unterlage und wurden in auffallendem Lichte mit starker Lupenvergrößerung gezeichnet.

Auf den Tafeln sind die Flächenbilder so dargestellt, daß die Gehirnanlage nach oben und der Primitivbereich nach unten gerichtet ist.

Die Embryonen wurden in den Figuren etwa um das 20fache vergrößert.

#### Tafel XV und XVI.

Fig. 1. Die Hirnanlage beginnt sich eben einzusenken und ist noch flach. Vor ihr, durch die präcerebrale Rinne davon getrennt, erhebt sich die Proamnionfalte. Die Medullarrinne ist ganz offen. Der Urmund liegt auf einer erhöhten Scheibe und ist kreisrund.

Fig. 2. Ein tiefer Spalt trennt die beiden Hirnhöcker, die sich nach hinten in die schmalen Medullarwülste fortsetzen. Die unregelmäßige Medullarrinne läuft im Primitivbereiche in eine flache Mulde aus. Vor der Hirnanlage tritt das Proamnion deutlich hervor.

Fig. 2a. Unterseite von Fig. 2. Der vordere Rand der Hirnanlage senkt sich nach unten ein. Am hinteren Ende der obstkernförmige Primitivhöcker mit dem Porus, nach vorn sich in die Chordaleiste fortsetzend.

Fig. 3. Das Amnion bedeckt fast den ganzen Hirnteil. Die ziemlich geradlinig verlaufende Medullarrinne läuft im Primitivbereich in eine flache Mulde aus.

Fig. 4. Der Embryo ist gekrümmt. Das Amnion bedeckt etwa das vordere Drittel des Embryos.

Fig. 4a. Unterseite des vorigen. Die Kopfdarmnische hat sich tief eingesenkt. Der Primitivhöcker wird nach hinten breit, nach vorn setzt er sich als Chordaleiste fort, die sich in der Kopfdarmnische verliert. Porus rund, in der vorderen Partie des Primitivhöckers.

Fig. 5. Amnionfalte bedeckt die Hälfte des Embryos. Kopfende keulenförmig nach rechts geneigt. Vorderende tief nach unten eingesenkt. Am hinteren Ende beginnen sich die Schwanz- und Seitenfalten des Amnion zu erheben.

Fig. 5a. Unterseite des vorigen. Darmrinne vorn schmal und tief. Der Primitivhöcker ist nach hinten scharf begrenzt, nach vorn setzt er sich in die Chordaleiste fort, die in den tiefen Kopfdarm hineingeht. Porus rund, ein wenig vor der Mitte des Höckers gelegen.

Fig. 6. Medullarrohr geschlossen. Amnion hat die Hälfte des Embryo überzogen.

Fig. 6a. Die Unterseite von Fig. 6. Zeigt fünf Ursegmente. Der Porus erscheint kreisrund. Seine Ränder sind ein wenig aufgewulstet.

Fig. 7. Das Amnion hat die Primitivgegend erreicht. Der Embryo ist stark gekrümmt.

Fig. 7a. Unterseite der Fig. 7. Durch das Amnion hindurch sind die vorderen Hirnbläschen und die Herzanlagen zu erkennen. Der Porus neurentericus befindet sich in der Mitte des Primitivhöckers, der sich nach vorn in die Chordaleiste fortsetzt.

Fig. 8. Hirnanlage rechtwinkelig umgebogen, liegt auf der linken Seite. Die drei Hirnbläschen und rechtes Augenbläschen sichtbar. Schwanz- und Seitenfalten des Amnion stärker ausgeprägt.

Fig. 8a. Unterseite von Fig. 8. Hirn- und Augenbläschen deutlicher. In der Mitte des Primitivhöckers ein kleiner runder Porus neurentericus.

Fig. 9, 10 und 11. Unterseite der Primitivregion mit dem Primitivhöcker von drei Embryonen von der Entwicklungsstufe der Embryonen 7 und 8. Porus neurentericus von verschiedenem Aussehen.

# Über eine neue Tetracotyle im Hirn von *Phoxinus laevis*.

Von

**Franz Mataré.**

(Aus dem zoologischen Institut zu München.)

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XVII.

## Einleitung.

Ich habe die hier zu beschreibende Larve als Tetracotyle bezeichnet, obwohl sie keine Kapsel besitzt, mithin nicht als Tetracotyle im Sinne de FILIPPIS aufzufassen ist. Wenn ich das Tier trotzdem so nenne, so folge ich damit einem Vorschlage von BRANDES, der auch die Zustimmung von BRAUN gefunden hat, und dahin geht, von nun ab alle Holostomidenlarven — und um eine solche handelt es sich im vorliegenden Falle hinreichend sicher — mit dem gemeinsamen Namen Tetracotyle zu belegen.

Allen diesen Tetracotylen ist die abgeplattete Form des Körpers gemeinsam, der an der hinteren Rückenfläche gewöhnlich einen kleinen, sackförmigen Anhang erkennen läßt, in welchem die Enderweiterungen des Wassergefäßsystems liegen. Er stellt die Anlage des für alle geschlechtsreifen Holostomiden charakteristischen, sog. »Schwanzanhangs«<sup>1</sup> dar. Am Körper finden sich die allen Distomen gemeinsamen Saugnäpfe und außerdem links und rechts vom Mundsaugnapfe je ein bewegliches Organ, dessen Ausbildung bei den einzelnen Arten sehr verschieden zu sein scheint, indem es bald als Antenne, bald als Saugnapf, bald als Drüsenausmündungsstelle, bald als Chitinleiste von den Schriftstellern beschrieben wird. Hinter dem Bauchsaugnapf liegt ein eigentümlich gebauter »Haftapparat«, der wahrscheinlich erst bei den geschlechtsreifen Formen seine volle Entwicklung erreicht.

---

<sup>1</sup> Ich habe diese anatomisch natürlich nicht zu rechtfertigende Bezeichnung für den hinteren Körperabschnitt unsrer Tetracotylen beibehalten, da BRANDES sie häufig bei den geschlechtsreifen Holostomiden anwendet und sie sich somit Bürgerrecht erworben zu haben scheint.

Obwohl wir es demgemäß hier mit einem verhältnismäßig kleinen Formenkreis zu tun haben, so ist trotzdem die Verwirrung in der Benennung der Tetracotylen ebenso wie in der Benennung der entwickelten Tiere noch sehr groß und deswegen die einheitliche Bezeichnung der hierhergehörigen Arten sehr zu wünschen. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es mir denn auch ungerechtfertigt, daß STAFFORD in jüngster Zeit wieder eine von ihm entdeckte Tetracotyle als *Diplostomum* bezeichnet hat.

### Geschichtliches.

Bevor ich mich zur Darstellung meiner Untersuchungen wende, möchte ich hier noch kurz auf einige geschichtliche Tatsachen eingehen.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle einen Überblick über die Geschichte unsrer Kenntnis von den ausgebildeten Holostomiden im allgemeinen zu geben, nachdem schon BRANDES in seiner Dissertation sich dieser Arbeit unterzogen hat, und wesentlich Neues hinsichtlich dieser Familie in den letzten 20 Jahren nicht ermittelt worden ist. Da ich bei der Darlegung meiner Untersuchungen genötigt sein werde, des öfteren auf ältere Forscher zurückzugreifen, möchte ich zunächst hier kurz die Entwicklung unsres Wissens von den Larven dieser Familie schildern.

Unsre Bekanntschaft mit diesen Larven, den Tetracotylen, reicht nicht allzu weit zurück; und es ist dies ja auch ohne weiteres erklärlich, wenn man sich die Kleinheit und den Aufenthaltsort dieser Formen vergegenwärtigt. Die größere Zahl von ihnen ist noch nicht 1 mm lang und wohnt in Organen von Wirbeltieren aller fünf Klassen, die sonst nur selten der Aufenthaltsort von Binnenwürmern zu sein pflegen. So hat man sie in der Haut, in den Muskeln, in der Leibeshöhle, im Auge, im Rückgratskanal, in der Schädelhöhle frei und eingekapselt, bei den verschiedensten Wirbeltieren nachweisen können, während nur ein einziges Mal eine Tetracotyle im Hirn selbst angetroffen wurde. Eine kleinere Zahl unsrer Larvenformen findet sich auch eingekapselt in Mollusken und Würmern.

Möglich ist, daß manche der beschriebenen Formen, wie das ja auch bei den entwickelten Holostomiden der Fall ist, doppelt beschrieben worden sind und so verschiedene Namen führen. Überdies sind die Angaben der Schriftsteller, welche unsre Larvenformen betreffen, meist sehr kurz gehalten, und die Seltenheit der Tetracotylen verhindert eine eingehende Nachprüfung. Diese Seltenheit, sowie der verborgene Aufenthalt der Larven macht es verständlich, daß wir sie im Jahre 1794 zum erstenmal in der Literatur erwähnt finden, wo CALDANI einen eingekapselten Binnenwurm aus dem Rückenmarkskanal und den Eingeweiden von *Rana esculenta* und *Rana temporaria* beschrieb, der unzweifelhaft hierher gehört.

RUDOLPHI wußte mit dieser Form in seiner Entoz. Hist. Nat. nichts anzufangen und reichte sie unter die Vermes generis dubii ein, setzte der Diagnose aber noch hinzu: Ipse in bufonibus hydatides at inanimatas . . . reperi; ob aber die in diesen »Hydatiden« eingekapselten Würmer Ähnlichkeit mit den von CALDANI beschriebenen haben, sagt er nicht.

Lange Zeit hindurch erfahren wir dann nichts mehr von Tetracotylen, bis im Jahre 1832 von NORDMANN seine klassischen mikrographischen Beiträge veröffentlichte, die sich nicht nur durch Genauigkeit der Untersuchungen und Klarheit der Schilderungen, sondern auch durch Deutlichkeit der Tafeln auszeichnen. In diesem Werke machen wir gleich die Bekanntheit mit vier neuen Tetracotylen, von denen drei im Fischeuge ihren Wohnsitz haben, während eine in der Fischhaut schmarotzt; diese in Karpfen- und Barscharten vorkommenden Larven hielt v. NORDMANN für geschlechtsreife Tiere und reihte deswegen zwei von ihnen in das durch NITSCH geschaffene Genus *Holostomum* ein, während er für zwei andre ein neues, das Genus *Diplostomum* schuf.

Dieses neue Genus sollte später, wie wir weiter unten sehen werden, den Anlaß zu der heillosen Verwirrung geben, die noch bis auf den heutigen Tag in der Systematik der Holostomiden ihr Wesen treibt. Die Schuld an ihr tragen aber spätere Autoren, und nicht v. NORDMANN, dessen Arbeit deswegen eine große Wichtigkeit für uns hat, weil sie die einzige ist, die sich eingehend mit den Larvenformen der Holostomiden beschäftigt.

Ein Jahr nach v. NORDMANN entdeckte HENLE die bereits von CALDANI beobachtete Tetracotyle im Rückgratskanal von *Rana temporaria* aufs neue, er erwähnt aber nichts davon, daß diese Form eingekapselt sei; und da er von den CALDANISCHEN Beobachtungen keine Kenntnis hatte, so bezeichnete er seine Form im Anschluß an v. NORDMANN als *Diplostomum rachiaeum*.

Abermals eine neue Tetracotyle entdeckte JOHANNES MÜLLER 1840 im Hirn von *Petromyzon fluviatilis*, dessen vierter Ventrikel eine Menge sehr kleiner Trematodenlarven beherbergte und es ist dies der einzige bis jetzt bekannte Fall, wo die Tetracotylen im Hirn selbst lagen, wenn man nicht zwei bei RUDOLPHI angegebene Fälle hierher stellen will. Dort findet sich nämlich unter Vermeis generis dubii eine Angabe, nach der Würmer im Hirn von *Gadus virens* und *G. morrhua* dicht unter der Pia mater gefunden wurden. Die gleichen Würmer scheint GURLT zu meinen, wenn er angibt, daß Larven dubii generis im Hirn von *Gadus virens*, *aeglefinus* und *morrhua* vorkommen. Doch dürfte es sich in diesem Falle um Monostomenlarven gehandelt haben, was wahrscheinlich gemacht wird durch eine Anmerkung von RATZEL, der *Monostoma isabellinum* mit spröder Hülle encystiert zwischen den das Hirn von *Gadus aeglefinus* umgebenden Häuten fand; auch ist bis jetzt keine Tetracotyle aus einem Seefisch bekannt geworden.

Eine neue Form lernen wir 2 Jahre später in STEENSTRUPS berühmtem Werke »Über die Generationswechsel« kennen: Das *Distoma tardum*. Er fand diese Tetracotyle in Schnecken, indessen sind die von ihm gelieferten Abbildungen zu ungenau, als daß man irgend etwas damit anfangen könnte. Er war der Ansicht, daß diese eingekapselten Tetracotylen in die Entwicklungsreihe der *Cercaria armata* hineingehörten; zu dieser Annahme verleitete ihn hauptsächlich der Umstand, daß er derartige Larven nicht selten in den Keimschläuchen der *Cercaria armata* vorfand. Was lag also näher, als die Vermutung, daß die Tetracotylen aus diesen Keimschläuchen hervorgegangen seien? Allerdings hat dieser Gedankengang späteren Untersuchungen nicht stand gehalten, doch lag sein Hauptvorzug darin, daß er die Aufmerksamkeit der Forscher auf unsre Larvenformen wieder lenkte.

Übrigens macht STEENSTRUP im gleichen Buche noch Mitteilung von Beobachtungen, welche für uns von größerem Interesse sind. Er beschäftigte sich nämlich auch mit den Parasiten der Fischeaugen, in denen er nicht nur freie, sondern auch »eingeschrumpfte« Trematodenlarven vorfand, und konnte feststellen, daß zu einigen von diesen letzten, welche an der inneren Corneawand eines Hecht- und eines Barschauges festsaßen, ein feinkörniger, unorganisierter Streifen von außen her hinführte. Dieser Streifen ist nach seiner Meinung die Spur des Weges, den die Tetracotylen beim Eindringen in das Auge genommen haben. Es ist diese Beobachtung die einzige, welche die übrigens nicht sehr wahrscheinliche Ansicht stützt, daß die jungen Tetracotylen von außen her in ihre Wirtstiere eindringen.

Ähnliche Tetracotylen wie im Fischeauge fand STEENSTRUP nun auch in der Nähe des Auges, daraus schloß er, daß die in und am Auge eingekapselten Trematodenlarven Glieder einer Entwicklungsreihe seien und erklärte demgemäß *Diplostomum clavatum* (v. Nordm.) für die Larve, *Holostomum cuticola* (v. Nordm.) für die Puppe und *Diplostomum volvens* (v. Nordm.) für die Imago ein und desselben Tieres. Es scheint ihm bei diesen Schlußfolgerungen entgangen zu sein, daß v. NORDMANN die Entwicklung des *Diplostomum volvens* aus kleineren embryonalen Formen, die er auch im Fischeauge vorfand, verfolgt hat.

Übrigens wurden die Ansichten des genialen Forschers gleich nach ihrer Veröffentlichung durch v. SIEBOLD entschieden zurückgewiesen. Bezüglich der in den Keimschläuchen der *Cercaria armata* gefundenen eingekapselten Trematoden stellt v. SIEBOLD fest, daß sie nicht in den Entwicklungszyklus dieser Form hineingehören; er erklärt sie für höchst merkwürdige geschlechtslose Trematoden und setzt hinzu, daß er sie selbst häufig in und zwischen den Cercariennestern von *Limnacus* und *Planorbis* gefunden hat. Auch lehnt er die Ansicht STEENSTRUPS ab, es seien *Dipl. clavatum*, *Holost. cuticola* und *Dipl. volvens* Glieder derselben Entwicklungsreihe, da das *Dipl. volvens* selbst noch eine Larvenform sei und keine Spur von Geschlechtsorganen erkennen lasse.

Eine Tetracotyle aus *Nepheles vulgaris* und *Clepsine complanata* lernen wir durch SCHOMBURGK kennen, der dieser Form den Namen *Heptastomum hirudinum* beilegte. Leider war mir die einschlägige Notiz in FRORIEPS Berichten nicht zugänglich.

Nachdem durch die oben erwähnte Bemerkung v. SIEBOLDS die larvale Natur des *Dipl. volvens* unter verwandten Formen sehr wahrscheinlich gemacht war, ist es um so unverständlicher, daß DIESING in seinem großen Helminthenwerk (1850) die Tetracotylen als geschlechtsreife Formen anführt. Daß er für das *Dipl. clavatum* (v. Nordm.) und *Dipl. rachiaeum* (Henle) ein neues Genus *Tylodelphys* schafft, ist nicht einmal so sehr zu beklagen, da beide Formen tatsächlich einander sehr ähnlich zu sein scheinen. Verwirrend aber mußte die Einreihung einer geschlechtsreifen Form des *Dipl. grande* in das sonst nur aus Tetracotylen bestehende Genus *Diplostomum* wirken. Trotz mehrfacher Einsprüche, die gegen die Genera *Tylodelphys* und *Diplostomum* erhoben wurden, hat DIESING auch späterhin (Revision der Myzhelminthen 1858) seinen Standpunkt nicht verlassen, daß die Species dieser Gattung geschlechtsreif seien.

Drei Jahre nach dem Erscheinen des DIESING'schen Helminthenwerkes bereichert LEYDIG die Zahl der bekannten Tetracotylen um eine neue Form. Er fand nämlich in der Hirnhöhle von *Cobitis fossilis* zahlreiche Trematoden, die

er mangels jeder Spur von Geschlechtsorganen für Larven erklärte. Er orientierte aber die Tiere falsch, indem er den Darm für das Wassergefäßsystem und dieses für den Darm hielt. Vermutlich deswegen, weil ihm der Mundsaugnapf entgangen ist; auch verleitete ihn der bröckelig-körnige Inhalt des Darmes zu seinem Irrtum, da er annahm, daß die Tetracotylen von der das Gehirn umgebenden homogenen Flüssigkeit lebten, und das Wassergefäßsystem mit einer solchen Flüssigkeit angefüllt war.

Ähnliche Formen wie STEENSTRUP fand einige Jahre später auch DE FILIPPI eingekapselt in der Leber und im Hoden von Schnecken. Da sie neben Mund- und Bauchsaugnapf auch noch links und rechts am Vorderende je ein saugnapf-ähnliches Gebilde zeigten, so schuf er für sie den Namen Tetracotyle neu; an eine nähere Verwandtschaft dieser Formen mit den Diplostomen dachte er nicht. Da er Tetracotylen auch häufig in den Redien und Sporocysten der Schnecken nachweisen konnte, so veranlaßte ihn dieses, anfangs, wie STEENSTRUP, einen Zusammenhang zwischen den Keimschläuchen und den eingekapselten Trematoden anzunehmen; in einer späteren Arbeit kam er aber von dieser Ansicht wieder ab, ohne daß er sich indessen über die Natur der Tetracotylen ganz klar geworden wäre, denn er hielt diese Tiere nun für voll entwickelte Formen und glaubte, daß sie bis an ihr Lebensende im eingekapselten Zustande verharrten.

Der gleichen Ansicht huldigte MOULINIÉ, der die Tetracotylen einige Jahre später untersuchte. Er fand bei ihnen zwei in der Mittellinie des Körpers stehende Saugnäpfe und je einen rechts und links vom Mundsaugnapf. Diese letzten waren aber oval und mit ihrer Längsachse schräg zur Längsachse des Tieres gestellt, dessen Körper von einer halbfesten Schicht umgeben war, die MOULINIÉ aber nicht als Cyste bezeichnen konnte, da sie den Bewegungen des Tieres folgte. Daß die Tetracotylen mit den Redien, in denen sie mitunter gefunden werden, nichts zu tun haben, war auch MOULINIÉ klar, nur glaubte auch er, daß die in den Redien liegenden Tetracotylen zugrunde gehen müßten, wenn sie mit den Cercarien ins Wasser gelangten, da sie ja keine dem Wasserleben angepaßten Organe besäßen.

Auch fand MOULINIÉ eine neue, im Barsch eingekapselt lebende Tetracotyle, die hinter dem Bauchsaugnapf eine mit vier Papillen versehene Öffnung besaß, welche er für den Porus excretorius hielt. Diese Tetracotylen waren während des Sommers weniger zahlreich in den Barschen zu finden, als in den übrigen Monaten. Jedoch schienen sie ihm dann dafür höher entwickelt zu sein.

Ebenso wie MOULINIÉ war auch PAGENSTECHER der Überzeugung, daß die Tetracotylen nicht Abkömmlinge der Redien sein können. Nach seiner Ansicht dringen diese Larven von außen her in die Redien ein, denen sie mitunter auch außen anliegen. Weiterhin beschreibt er eingehender eine Tetracotyle aus der Leber von Schnecken, die vermutlich mit dem *Distoma tarda* (Steenstr.) und der Tetracotyle DE FILIPPIS identisch ist, sowie die *Tetracotyle rhachiaea* (Henle).

Neu wird von demselben Autor als *Distoma crystallinum* eine Tetracotyle beschrieben, die sich eingekapselt im Peritoneum, im Wirbelkanal und in der Harnblasenwand von Fröschen vorfindet, und vermutlich RUDOLPHI Veranlassung zu der oben zitierten Angabe war. Die Abbildung, die PAGENSTECHER von dieser Larvenform gibt, läßt keinen Zweifel darüber, daß wir es auch hier mit einer Tetracotyle zu tun haben.

Mit CLAPARÈDES Untersuchungen macht die Erkenntnis der Stellung unsrer Tetracotylen einen bedeutenden Schritt vorwärts, indem hier zum ersten Male

die Tetracotylen mit aller Entschiedenheit als Larvenform der Holostomen angesprochen werden. Die kugelförmigen Concretionen, welche in die Körpermasse der meisten aus Wirbeltieren stammenden Tetracotylen eingelagert sind, bestehen nach CLAPARÈDE bei *Dipl. rachiacum* und einer Tetracotyle aus *Acerina cernua*, die neu beschrieben wird, aus Calciumkarbonat, während er über die Natur dieser Concremente bei *Dipl. volvens* und *clavatum* keine Klarheit gewinnen kann. Wichtig war ferner die Entdeckung CLAPARÈDES, daß die Concretionen in den Endverästelungen des Wassergefäßsystems liegen, welche durch sie blasig aufgetrieben werden.

Bei den Tetracotylen aus *Acerina cernua*, deren Haut vereinzelte Stacheln trug und die deswegen später bei DIESING als *T. echinata* angeführt ist, fand CLAPARÈDE links und rechts vom Mundsaugnapf zwei »accessorische Saugnäpfe«, die mit kleinen Würzchen besetzt waren. Eine hinter dem Bauchsaugnapf gelegene Öffnung läßt er dem Geschlechtsapparat angehören und stellt fest, daß STENSTRUP, MOULINIÉ und DE FILIPPI sie nicht erwähnen; doch glaubt er, daß auch den von ihnen beschriebenen Formen eine solche Öffnung zukomme. Diese letztere Annahme ist zwar möglich; anderseits ist es aber nicht wahrscheinlich, daß auch die Larven der Hemistomeen und Holostomeen, welche ja ebenfalls Tetracotylen sein dürften, eine solche Öffnung aufweisen, da ja die erwachsenen Formen dieser Unterfamilien einen vollkommen anders gebauten Haftapparat besitzen.

Neues über die Cysten des *Holost. cuticola* (v. Nordm.) und einer von ihm neu aufgefundenen Form aus den Muskeln von *Leuciscus erythrophthalmus* und *Cyprinus brama*, welche er *Holost. musclicola* nannte, erfahren wir durch WALDENBURG, der darlegt, daß die Cyste aus zwei Schichten besteht, einer äußeren, bindegewebigen und einer inneren hyalinen, welche aus konzentrischen Lamellen gebildet werden. Auch nach seiner Meinung gehört das hinter dem Bauchsaugnapf gelegene Organ dem Geschlechtsapparat an. Ferner beschreibt dieser Autor noch die Cyste eines eingekapselten Trematoden, den er »*Distoma musculorum percae*« nennt, da er seines Wissens vorher noch nicht beschrieben sei. Ob es sich auch hier um eine Tetracotyle handelt, ist nicht mehr zu entscheiden; interessant dürfte aber immerhin sein, daß es WALDENBURG gelungen ist, den Nachweis dafür zu führen, daß der granulirte Inhalt der Wassergefäße dieses Trematoden der Hauptsache nach aus kohlenurem Kalk besteht, da die Essigsäurelösung dieses Inhalts mit Oxalsäure einen Niederschlag ergab.

Im folgenden Jahre lernen wir durch WEDL abermals eine neue Form aus dem Schädelfett des Büschelwelses kennen. Obwohl dieser Forscher sich darüber klar war, es mit einer Larve zu tun zu haben, schuf er doch einen neuen Namen für diese Tetracotyle. Er nannte sie: *Monocerca heterobranchi*. Diese Form besitzt übrigens, nach WEDL, an Stelle der accessorischen Saugnäpfe eine Reihe von Chitinleisten.

Einen großen Fortschritt in unsrer Auffassung von den Tetracotylen führten die Darlegungen LEUCKARTS herbei, der in der ersten Auflage seines berühmten Parasitenwerkes die Vermutung aussprach, daß die Holostomen keinen Generationswechsel, sondern nur eine einfache Metamorphose besäßen, also keine digenetischen Trematoden im wahren Sinne des Wortes seien. Diese Annahme werde gestützt einmal durch die Größe der Holostomeneier, die es wahrscheinlich mache, daß der Embryo auf einer höheren Entwicklungsstufe geboren werde, als

bei den echten digenetischen Trematoden; dann aber auch durch das gänzliche Fehlen einer Amme, die Holostomenjugendformen hervorbringe. Er kommt durch diese Erwägungen zu dem Schluß, daß die Holostomen hinsichtlich ihrer Entwicklungsart eine Zwischenstufe zwischen den monogenetischen und den digenetischen Trematoden darstellen.

Trotz dieser interessanten Vermutungen LEUCKARTS ruhten nun die Beobachtungen über Tetracotylen lange Zeit hindurch, bis im Jahre 1876 v. LINSTOW dem Studium dieser Formen sein Interesse zuwandte. Schon gelegentlich der Entdeckung einer neuen Tetracotyle, die bei *Foetorius putorius* eingekapselt unter der Haut der Halsmuskeln und am Oesophagus vorkommt, war er der Ansicht LEUCKARTS mit Entschiedenheit beigetreten, daß die Tetracotylen Jugendformen der Holostomen seien. Erst im nächsten Jahre begründete er aber diese Ansicht ausführlicher. Ja, es gelang ihm sogar, die Eientwicklung des *Holost. cornucopiae* (Mol.) zu verfolgen. Er konnte hier feststellen, daß aus dem Ei dieses Parasiten nach 53 Tagen ein hochentwickelter flimmernder Embryo hervorging, dessen Kopfeinde frei von Wimpern war und zwei Augenflecke besaß. Nach der Zeichnung, die v. LINSTOW der Schilderung dieses Embryos beigibt, der nach seiner Angabe im Wasser mehrere Stunden rastlos umherschwamm, läßt das Tier schon in diesem Stadium Mund und Bauchsaugnapf, sowie accessorische Sauggruben und Haftapparat, wenigstens in ihrer Anlage deutlich erkennen. Damit kann LEUCKARTS Annahme als bewiesen gelten, nach der bei den Holostomen der Embryo auf einer höheren Stufe der Entwicklung geboren wird, als bei andern entoparasitischen Trematoden.

Außer diesen Untersuchungen hat v. LINSTOW auch Beobachtungen an vier neuen Tetracotylenarten vornehmen können, bei denen ihm leider einige Irrtümer unterlaufen sind. So hält dieser verdiente Autor die Öffnung des Haftapparates für einen »Larvenanus«, in den er die Darmsehenkel einmünden läßt. Ferner erklärt er die sog. accessorischen Sauggruben unsrer Formen ganz allgemein für Ausmündungsstellen von Leimdrüsen. Hierin irrt er. Es mag dies für einzelne Formen zutreffend sein, aber gewiß nicht für alle. So zeigt z. B. die von mir untersuchte Tetracotyle keine Spur von »Leimdrüsen« in der Nähe der »accessorischen Sauggruben«; und auch die *Monocerca heterobranchi* (Wedl) hat an Stelle der »accessorischen Sauggruben« nach der bestimmten Angabe von WEDL eine Reihe von Chitinleisten.

Bei seinem *Dipl. lenticola* will v. LINSTOW hinter dem Bauchsaugnapf einen großen kugelförmigen, aus Drüsen zusammengesetzten Körper gefunden haben, der durch die Ausführgänge der Drüsen eine konzentrische Strahlung zeigte. Daß v. LINSTOW hier Muskelfasern für Drüsenausführgänge gehalten habe, erscheint mir recht wahrscheinlich.

Die Deutung des Haftapparates als Larvenanus wurde übrigens von LEUCKART sogleich entschieden abgelehnt, der mit aller Bestimmtheit erklärte, daß er die Darmsehenkel neben dem fraglichen Körper stets blind endigen sah.

Zwei Jahre nach diesen v. LINSTOWschen Beobachtungen veröffentlichte FRAIPONT seine Mitteilungen über das Wassergefäßsystem der Trematoden, wobei er auch eine Tetracotyle untersucht hat, die er wahrscheinlich mit Unrecht als *Dipl. volvens* bezeichnet; jedenfalls sieht seine Abbildung der von ihm untersuchten Tetracotyle vollkommen anders aus, als die, welche v. NORDMANN für sein *Dipl. volvens* gibt. Es besitzt diese letzte Form einen kleineren Mundsaug-

napf und einen kleineren Haftapparat, auch sind die »accessorischen Sauggruben« vollständig anders gestaltet, als bei der durch FRAIPONT untersuchten Form. Im übrigen bringen die Untersuchungen dieses Forschers, die mit einer schönen Zeichnung des Wassergefäßsystems ausgestattet sind, für uns nur wenig Neues, da ja v. NORDMANN und CLAPARÈDE das Wassergefäßsystem der hierhergehörigen Formen schon eingehend untersucht hatten.

Die Vermutung CLAPARÈDES, LEUCKARTS und v. LINSTOWS, daß die Tetracotylen Holostomidenlarven seien, wurden endlich durch die ERCOLANTISCHEN Untersuchungen bestätigt. Er fütterte eine *Fringilla domestica* mit Schnecken, welche reichlich Tetracotylen beherbergten, und fand nach der Tötung des Tieres, die einen Tag nach der Fütterung erfolgte, im Darm einige Trematoden, deren Leib durch eine Einschnürung in zwei Hälften geteilt war, von denen die vordere eine tiefe Aushöhlung zeigte, während die hintere cylindrische deutliche Wassergefäßkanäle erkennen ließ. Hieraus läßt sich mit Sicherheit sagen, daß ihm Holostomen vorgelegen haben, nur fragt sich, ob diese Würmer nicht schon vorher in dem Darm der *Fringilla* gewesen waren. Es ist das um so eher anzunehmen, als ein Versuch an andern Sperlingen, die nach der Fütterung noch 3 Tage am Leben geblieben waren, vollkommen erfolglos blieb.

Einwandfreier ist ein anderer Versuch, den ERCOLANI an einer zahmen Ente vornahm. Dieses Tier fütterte er 4 Tage hindurch mit *Planorbis* und *Paludina*, welche zahlreich Tetracotylen enthielten; am 5. Tage fand er im Darm der Ente eine große Zahl von Holostomen in allen Entwicklungsstadien, die nach seiner Abbildung große Ähnlichkeit mit den in der *Fringilla* gefundenen Formen hatten. Er bezeichnete sie als *Holost. erraticum*, doch ist diese Bestimmung von verschiedenen Forschern (BRANDES, BRAUN) für irrtümlich erklärt worden. Indes ist ja der Streit über die Stellung dieser Formen im System der Holostomen für uns vollkommen belanglos, denn jedenfalls zeigt dieser letzte Versuch in zweifelsohne Weise, daß die Tetracotylen tatsächlich als Larven der Holostomen anzusehen sind. In den folgenden Jahren machten uns v. LINSTOW und STAFFORT noch mit einigen Formen bekannt, indes sind die Mitteilungen dieser Forscher für uns von geringerem Interesse, weil sie nur kurze Diagnosen und den Fundort der betreffenden Formen angeben.

Für unsre Zwecke wichtiger ist noch eine Mitteilung von BRAUN, nach der es den GEBR. ERHARDT gelungen ist, aus Tetracotylen geschlechtsreife Holostomen zu züchten. Auf den diesbezüglichen Versuch will ich weiter unten eingehen.

Ehe ich mich aber zur Schilderung unsrer Tetracotylen aus dem Hirn von *Phoxinus laevis* wende, will ich noch kurz die Mitteilung von ROTH erwähnen, der Interessantes über die Pathologie der in Augen schmarotzenden Tetracotylen zu berichten weiß. Er beobachtete Tetracotylen, die er, wie es scheint, mit Recht, als *Dipl. volvens* bestimmte, im Auge von zwei Chanchitos (*Heros facetus*), bei denen als erste Krankheitserscheinung hochgradiger Exophthalmus eingetreten war; später trübte sich dann die Linse vollkommen, so daß die Fische erblindeten und da sie Nahrungen nur noch aufnehmen konnten, schließlich starben. Die Parasiten fand ROTH zwischen Linse und Linsenkapsel. Auf Grund mehrerer Erwägungen kommt er zu dem Schluß, daß die Tetracotylen, nicht wie STEENSTRUP annahm, von außen her in ihre Wirte eindringen, sondern daß die Infektion vom Darm aus erfolgt. Die STEENSTRUPSCHE Annahme kann übrigens eine allgemeine

Geltung nicht mehr beanspruchen, seitdem v. LINSTOW Tetracotylen auch in solchen Tieren fand, die überhaupt nicht in der Nähe von Wasser leben (z. B. *Sorex vulgaris*). In diesen Fällen liegt es nahe, anzunehmen, daß die Tiere sich infizierten, indem sie den Kot von Vögeln fraßen, deren Darm geschlechtsreife Holostomiden beherbergte.

Ich möchte diese geschichtlichen Mitteilungen nicht schließen, ohne ein Verzeichnis aller bis jetzt bekannten Tetracotylen gegeben zu haben. Es dürfte eine derartige Aufzählung jedem, der sich mit Tetracotylen beschäftigt, insofern willkommen sein, als die bei BRAUN gegebene Liste einige Lücken aufweist und außerdem im Anschluß an die verwirrend wirkende DIESINGSCHE Helminthologie zustande gekommen ist. Ich zähle die Formen hier in chronologischer Reihenfolge auf — den *Codonocephalus mutabilis*, der als Tetracotyle nicht bezeichnet werden kann, habe ich weggelassen. Wenn man ihn nicht mitrechnet, so sind 23 Tetracotylen bekannt, zu denen vielleicht noch als 24. Art die *T. coelebs* zu rechnen wäre, eine eingekapselte Larvenform, die v. LINSTOW an der Innenwand des Darmes von *Fringilla coelebs* fand und als *Distomum coelebs* kurz beschreibt.

### Liste der bis jetzt bekannten Tetracotylen nebst Habitat und Autor.

- |  |   |                    |
|--|---|--------------------|
| 1) <i>T. volvens</i> : Auge von <i>Perca fluviatilis</i> , <i>Acerina cernua</i> , <i>Lucioperca sandra</i> , <i>Lota vulgaris</i> , <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Leuciscus rutilus</i> .   | } | v. NORDMANN 1832.  |
| 2) <i>T. clavata</i> : Auge von <i>Perca fluviatilis</i> , <i>Acerina cernua</i> , <i>Lucioperca sandra</i> , <i>Esox lucius</i> . . . . .   |   |                    |
| 3) <i>T. cuticula</i> : Eingekapselt auf der Haut verschiedener Fische. Auge von <i>Cyprinus carpio</i> . . . . .  |   |                    |
| 4) <i>T. brevicaudata</i> : Auge von <i>Barbus fluviatilis</i> . . . . .   |   |                    |
| 5) <i>T. rhachiaea</i> : Wirbelkanal von <i>Rana temporaria</i> und <i>R. esculenta</i> ( <i>Pelophylax</i> ) . . . . .  |   | HENLE 1833.        |
| 6) <i>T. petromyzi</i> : Vierter Ventrikel des Hirns von <i>Petromyzon</i> . . . . .   |   | JOH. MÜLLER 1840.  |
| 7) <i>T. tarda</i> : In Schnecken . . . . .  |   | STEENSTRUP 1841.   |
| 8) <i>T. hirudinum</i> : Auf der Haut und im Innern von <i>Nephtis vulgaris</i> und <i>Clepsine complanata</i> , im Innern von <i>Paludina vivipara</i> , <i>P. fasciata</i> , <i>Limnaeus stagnalis</i> und <i>L. auricularius</i> , <i>Planorbis corneus</i> . . . . . |   | SCHOMBURGK 1844.   |
| 9) <i>T. cranaria</i> : Schädel von <i>Cobitis fossilis</i> . . . . .  |   | LEYDIG 1853.       |
| 10) <i>T. crystallina</i> : In <i>Rana temporaria</i> . . . . .  |   | PAGENSTECHER 1857. |
| 11) <i>T. musculorum percae</i> : Muskeln von <i>Perca fluviatilis</i>   |   | MOULINIÉ 1857.     |
| 12) <i>T. ardeae</i> (mili): Oesophagusbindegewebe von <i>Ardea purpurea</i> , unter der Kopf- und Halshaut von <i>A. cinerea</i> in den Brustmuskeln von <i>A. nycticorax</i> und <i>Gallinula crex</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> .                                 |   | WEDL 1857.         |
| 13) <i>T. echinata</i> (Diesing): Peritoneum von <i>Acerina cernua</i> und <i>Idus melanotus</i> . . . . .   |   | CLAPARÈDE 1858.    |

- 14) *T. musclicola* (vielleicht mit II identisch?): In den Muskeln von *Scardinius erythrophthalmus* und *Abramis brama*. . . . . WALDENBURG 1860.
- 15) *T. heterobranchi*: Fett der Schädelhöhle von *Heterobranchus anguillaris* . . . . . WEDL 1862.
- 16) *T. foctorii*: Einkapselt unter der Haut der Halsmuskeln und am Oesophagus bei *Foctorius putorius*. . . . . v. LINSTOW 1876.
- 17) *T. colubri*: Unterhautzellgewebe von *Coluber natrix* und *Vipera berus* . . . . .
- 18) *T. soricis*: Überall im Bindegewebe von *Sorex tetragonurus* . . . . .
- 19) *T. ovata*: *Blicca bjoerkna* (Darm), *Osmerus eperlanus* (Peritoneum), *Acerina cernua* (Darm und Peritoneum), *Abramis brama* . . . . . v. LINSTOW 1877.
- 20) *T. putorii*: Einkapselt am Oesophagus und im Darm des *Foctorius putorius*. . . . .
- 21) *T. lenticola*: Linse von *Abramis vimba* . . . . . v. LINSTOW 1878.
- 22) *T. cobitidis*: Leibeshöhle von *Cobitis barbatula*. . . . . v. LINSTOW 1891.
- 23) *T. parvula*: Oesophagus von *Semotilus bullaris*. . . . . STAFFORT 1904.

### Material und Methode.

Die von mir untersuchten Fische stammen aus einem Gewässer der Lenzer Heide bei Chur. Herr Prof. CAPEDER (Chur), der zuerst das Vorkommen zahlreicher Parasiten im Gehirn der dorthier stammenden Pfrillen beobachtete, machte Herrn Geheimrat HERTWIG auf diese Tatsache aufmerksam, der dann die Parasiten als Trematoden bestimmte und mir die nähere Untersuchung dieser merkwürdigen Erscheinung übertrug. Herr Prof. CAPEDER war so liebenswürdig, mehrere Male frisches Material von der Lenzer Heide zu holen und hierherzuschicken, so daß ich während der Dauer der Untersuchungen stets mit lebenden Tieren versehen war. Ihm sei deswegen an dieser Stelle mein wärmster Dank ausgesprochen. Ebensovienig möchte ich es versäumen, Herrn Prof. R. HERTWIG, sowie Herrn Dr. R. GOLDSCHMIDT, Privatdozent, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Förderung, welche sie mir während meiner Studienzeit und bei Anfertigung dieser Arbeit zuteil werden ließen.

Bei der Untersuchung von Pfrillen, welche ich hier in München von Händlern kaufte, stellte sich heraus, daß auch die in unsern Gewässern lebenden Tiere infiziert sind, wenn auch lange nicht so stark, wie die aus Chur. Von diesen letzten waren besonders die größeren Fische so stark von Larven bewohnt, daß man ihren abgeschnittenen

Kopf, dessen Schädelhöhle geöffnet war, nur mehrere Male in physiologischer Kochsalzlösung hin und herzubewegen brauchte, um gleich eine große Anzahl von Larven frei zu bekommen. In dieser Flüssigkeit blieben die Tetracotylen nie länger als 3 Tage am Leben, was mich um so mehr wundernahm, als v. NORDMANN seine *Tetracotyle volvens* in gewöhnlichem Wasser, wie er selbst angibt, über eine Woche am Leben halten konnte. Diese Angaben veranlaßten mich zu dem Versuch, die Tiere in Brunnenwasser zu halten, allein dies erwies sich als unmöglich. Schon nach wenigen Stunden waren die Tetracotylen abgestorben. Andererseits hielten sie sich im Gehirn selbst recht gut, und ich habe in Fischen, die auf der Reise abgestorben waren und kühl aufbewahrt wurden, noch nach 5 Tagen lebende, wenn auch geschwächte Tiere gefunden.

Als Fixierungsflüssigkeit wählte ich meist heißen Sublimat-Eisessig an; denn da ich die Tiere zur Fixierung im Hirn beließ, so erschien die Anwendung einer schnell eindringenden Flüssigkeit geboten, und ich bin denn auch mit dieser Fixierungsart im allgemeinen zufrieden gewesen. Schlechtere Erfahrungen habe ich dagegen mit der Pikrin-Essigsäure gemacht, selbst dann, wenn sie stark erhitzt angewandt wurde. Sie bewirkt nämlich eine eigentümliche Kristallbildung in den Zellkernen, welche die Strukturverhältnisse des Kernes vollkommen verwischt.

Einzelne Tiere habe ich nur sehr wenige geschnitten, da bei der Kleinheit der Larven eine ganz genaue Orientierung des Objektes doch unmöglich ist. Auch schneiden sich die Tiere einzeln wegen der Sprödigkeit der Cuticula viel schwerer als im Gehirn. Auf Serienschnitten durch dieses sind meistens so viel Tiere getroffen, daß man stets eins findet, welches in der gewünschten Weise orientiert ist.

Die 3—5  $\mu$  dicken Schnittserien wurden nach verschiedenen Methoden gefärbt. Mein Hauptstreben dabei war darauf gerichtet, einen für die vorliegenden Tiere geeigneten Plasmafärbstoff zu finden, denn bei Färbungen nach den gewöhnlichen histologischen Methoden wird das Plasma meist nur sehr wenig gefärbt, und man bekommt nicht alles zu sehen, was zu sehen ist. So treten z. B. bei der Hämatoxylin-Eosin- oder der WEIGERT-HEIDENHAIN-VAN GIESON-Färbung die Anlagen der Geschlechtsorgane überhaupt nicht als in sich abgeschlossener Zellkomplex hervor. Ebensowenig ist eine Unterscheidung zwischen Parenchymzellen und Haftapparatdrüsenzellen möglich. Diese Verhältnisse bringt man erst deutlich zur Anschauung, wenn man mit Bleu de Lyon oder besser mit Lichtgrün oder Bordeauxrot nachfärbt.

Ich wandte demgemäß diese Stoffe stets zur Nachfärbung an, während ich die Kerne mit Boraxkarmin oder DELAFIELD- bzw. WEIGERT-HEIDENHAINSCHEM Hämatoxylin färbte. Schöne Bilder ergab auch HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin allein oder mit einer Nachfärbung. Neben diesen Schnittfärbungen stellte ich auch Stückfärbungen mit Boraxkarmin oder Hämatoxylin-Kaliummonochromat her, bei denen auch die plasmatischen Verhältnisse hinlänglich scharf hervortraten.

### Biologie.

Wie ich schon sagte, kommen die Tetracotylen nicht nur im Gehirn, sondern auch in der Schädelhöhle vor, dagegen fand ich sie nie im Auge oder im hinteren Teile des Rückenmarkes, während sie in dem der Medulla oblongata benachbarten Teil des Centralnervensystems sich noch vereinzelt vorfinden. Auch halten sie sich nie in den übrigen Organen auf. Um dieserhalb ganz sicher zu gehen, habe ich den Körper einer Pfrille, deren Hirn überaus stark von Tetracotylen bewohnt war, in Schnitte von  $30 \mu$  zerlegt; allein es fanden sich in ihm nirgendwo Larven vor.

Ehe ich zur Schilderung der Infektion selbst übergehe, will ich hier noch auf eine Tatsache hinweisen, die schon v. NORDMANN aufgefallen ist. Er fand nämlich, daß seine *Tetracotyle volvens* des Fischeauges in den Monaten März bis Juli in solchen Mengen auftrat, daß sie eine Cataracta des Auges bewirkte, während die Larven in den übrigen Monaten weniger zahlreich auftraten. So zählte er in der Linse eines Auges von *Cyprinus erythrophthalmus* 270 Larven und im Glaskörper desselben Auges 98 Larven, so daß sich mit den in andern Teilen des Auges liegenden Tetracotylen die Zahl aller Larven eines Auges auf etwa 400 stellte. Leider gibt v. NORDMANN nicht an, wieviel Tiere er im Auge eines schwach infizierten Fisches vorgefunden hat; nichtsdestoweniger muß die Infektion in den andern Monaten des Jahres erheblich geringer gewesen sein, so daß er sich zu der Annahme veranlaßt fühlte, die Tiere wanderten freiwillig wieder aus den Augen aus, zumal er tote Larven in einem Auge niemals gefunden hat. Eine ähnliche Erscheinung berichtet PAGENSTECHEER von seiner *Tetracotyle crystallina*. Er fand die Cysten dieser Larve während des Sommers in den Froschorganen viel seltener vor, als während des Winters. Es liegt auf der Hand, daß die zur Erklärung dieser Tatsache durch v. NORDMANN geäußerte Ansicht, im Hinblick auf die Versuche der GEBR. ERHARDT und ERCOLANIS als widerlegt gelten muß. Immerhin dürfte aber die Feststellung von Interesse sein, daß auch im vorliegenden Falle die

Tetracotylen im Sommer das Hirn der Pfrillen in bedeutend größerer Zahl bewohnen, als im Winter, wenigstens trat diese Erscheinung beim Vergleiche der Fischsendung von Juni und August mit der von Oktober deutlich hervor. Eine Ausnahme von dieser Regel machten nur die ältesten, voll ausgewachsenen Pfrillen, deren Hirn stets eine große Menge von Larven beherbergte, und mit dieser Feststellung, glaube ich, ist auch die Erklärung für diese rätselhafte Erscheinung gegeben: Nimmt man an, daß der Endwirt unsrer Tetracotylen ein Strich- oder Zugvogel sei, so wird natürlich die Infektion unter den Fischen im Frühjahr am weitesten fortgeschritten sein, während des Sommers werden dann die am stärksten infizierten Pfrillen von den Vögeln weggefangen, denen nur die älteren gewandteren Tiere entgehen, so daß dann im Herbst nur alte, überaus stark infizierte und jüngere verhältnismäßig schwach verseuchte Pfrillen sich vorfinden.

Was nun die Fische selbst anlangt, so zeigen sie äußerlich nicht die geringsten Krankheitserscheinungen, ganz im Gegenteil, sie sind sehr munter und nehmen mit jeder Nahrung vorlieb, sogar mit Weißbrot, welches ja vielen Fischen schädlich ist. Ich fütterte sie meist mit kleinen Crustaceen, auf die sie mit großem Eifer Jagd machten, kurzum, sie waren vollkommen gesund und es ist mir kein Fisch eingegangen.

Das Hirn mittelmäßig infizierter Tiere ist im Vergleich zu dem normalen, im Bereiche von Klein- und Mittelhirn, etwas angeschwollen, auch treten die Hypothalamen (Lobi inferiores) scheinbar etwas mehr hervor. Im allgemeinen macht die Infektion sich nur dadurch äußerlich bemerkbar, daß man gewöhnlich einige wenige Tiere dicht unter der Pia mater sitzen sieht, die diese Membran vom Hirn selbst abgehoben haben. Sonst ist äußerlich am Hirn in der Mehrzahl der Fälle keine pathologische Veränderung wahrzunehmen.

Ganz anders das Hirn der wenigen voll ausgewachsenen Tiere, welche ich untersuchen konnte. Hier war die Infektion so weit vorgeschritten, daß die den hinteren Hirnschlitz deckende Membran bruchsackartig vorgestülpt war und sich nach hinten über die Medulla oblongata herübergeschoben hatte (Fig. 2). Unter der dünnen Decke sah man die Umrisse der Tiere, die den Sack anfüllten, deutlich hindurchschimmern. Auch hier lagen meist mehrere Tiere der Nervensubstanz des Mittelhirnes außen auf, nur bedeckt von der Pia mater. Weiter nach vorn an den Corpora striata sowie an den Lobis olfactoriis fand ich niemals Tetracotylen, obwohl hier die Schädelhöhle ziemlich weit und mit einem weichen Fettpolster ausgefüllt ist, welches weiter hinten

wegen Platzmangels vollkommen fehlt, so daß das Hirn durch die Parietalia des lebenden Fisches in seinen Umrissen hindurchschimmert.

Eine Verletzung des Hirns oder der Hirnhäute, die darauf schließen ließe, daß die Tetracotylen in erwachsenem Zustand das Hirn durchdringen, habe ich nicht bemerken können, und es ist dies ja auch wenig wahrscheinlich. Überhaupt scheinen sie die nervöse Substanz selbst gar nicht anzugreifen, auch wenn sie mitten in der Hirnmasse darin liegen, sondern es hat den Anschein, wie wenn sie beim Heranwachsen die schwammig faserige Nervenmasse einfach beiseite drängten.

In der Hirnsubstanz selbst finden sich übrigens verhältnismäßig wenig Tiere. Die Hauptmasse der Tetracotylen liegt im Innern der Ventrikel, so daß die Corpora striata stets von Larven vollkommen frei bleiben; dafür finden sich aber im Hohlraum der III. Hirnblase (Corp. quadrigemina) die Larven um so massenhafter. Im Ventrikel des Kleinhirns (Aquaeductus Sylvii) nimmt ihre Zahl noch zu, während sich im Ende der Medulla oblongata und im Anfange des Rückenmarkes nur noch vereinzelte Tiere vorfinden. Einige Zahlen mögen diese Angaben erhärten: Auf einem Querschnitt von  $5\mu$  Dicke, durch das Mittelhirn eines mittelgroßen, mäßig infizierten Tieres, waren 51 Tetracotylen getroffen, davon lagen vier dicht unter der Hirnhaut, drei in den Spalten zwischen den einzelnen Hirnteilen, 43 im Innern des Ventrikels. Nur ein Tier lag in der Nervenmasse des Torus longitudinalis. Auf einem Querschnitt von gleicher Dicke durch das Kleinhirn des gleichen Tieres waren sogar 75 Tetracotylen angeschnitten, von denen sechs in der Nervenmasse selbst lagen: 68 lagen im Ventrikel (Aquaeductus Sylvii) und nur ein Tier befand sich dicht unter der Pia mater, während die Zahl der Tetracotylen im Anfangsteil der Medulla sich nur auf neun belief, von denen sieben im Ventrikel lagen und je eins dem Hirn außen ansaß, bzw. in der Nervenmasse selbst lag. Im allgemeinen ist die Lage der Tiere in allen Hirnen dieselbe, bis auf die in der Medulla oblongata liegenden Tetracotylen, die gewöhnlich hier zum größeren Teil in die Nervenmasse eindringen, da der Ventrikel ja an dieser Stelle schon recht eng wird und die Tiere nicht alle beherbergen kann.

Ungefähr die doppelte Anzahl von Tetracotylen wird von dem Hirn ganz ausgewachsener Fische beherbergt, hier stellen sich die Zahlen bei gleicher Schnittdicke und gleicher Schnittrichtung für das Mittelhirn auf 83, für das Kleinhirn auf 121 und für die Medulla oblongata auf acht Tiere. Die hier angegebenen Zahlen ermöglichen es, einen Schluß zu ziehen auf die Gesamtzahl der im Hirn überhaupt vorhandenen Tiere, und zwar ergibt sich bei niedriger Schätzung als

annähernde Menge für ein mittelmäßig infiziertes Gehirn die Zahl von wenigstens 2—300 Tetracotylen, während ein voll ausgewachsener Fisch in seinem Hirn 4—500 Larven beherbergen dürfte. Diese Zahlen erscheinen trotz ihrer absoluten Höhe durchaus nicht als besonders enorm, wenn man zum Vergleich die oben erwähnte Angabe v. NORDMANN'S über die Zahl der *T. volvens* im Fischeuge, sowie die Nachricht WEDLS herbeizieht, der im Schädelfett von *Heterobranchus* »Tausende von Trematodenlarven« fand.

Welche Veränderungen bringt nun diese im Vergleich zur Kleinheit des Hirnes so große Menge von Würmern hervor? Es ist klar, daß diese sich um so bemerkbarer machen müssen, je mehr das Hirn selbst von Würmern bewohnt ist, und so finden wir denn, daß bei Tieren mit wenig infizierten Gehirnen die Tetracotylen meist der inneren Wandung an der Decke oder am Boden des Hirnes anliegen und in dieser Lage durch eine Wucherung des Ependyms festgehalten werden. Mitunter liegen auch mehrere Würmer gemeinsam in einer solchen Gewebshülle, indessen dringt dann stets noch das Gewebe auch zwischen die einzelnen Tiere mit großen blasigen Zellen ein, so daß keines das andre berührt. Die Zellen dieses Gewebes setzen sich allenthalben direkt an die Tiere selbst an und halten sie so in der einmal eingenommenen Lage fest.

Die in den Spalten zwischen den einzelnen Hirnteilen liegenden Larven bleiben gewöhnlich vollkommen frei, scheinen sich also von ihrem Platze fortbewegen zu können, während die wenigen in die Hirnsubstanz eingelagerten Tiere natürlich diese Möglichkeit ebensowenig haben, wie die in den Ventrikeln liegenden.

Die Tetracotylen scheinen übrigens, wie schon bemerkt, die nervösen Elemente selbst nur wenig anzugreifen. Man sieht das besonders gut an solchen Stellen, wo sich Tetracotylen in Faserzüge der Nervenmasse eingelagert haben. Hier weichen die einzelnen Fasern auseinander, um hinter dem Tier wieder zusammenzustoßen. Überdies erscheint es ja schon von vornherein als unwahrscheinlich, daß die Tetracotylen in der nervösen Substanz des Gehirns Verletzungen größerer Art herbeiführen sollten, weil ja weder die animalen noch die vegetativen Funktionen ihrer Wirte geschädigt erscheinen. Dies schließt natürlich keineswegs aus, daß die Tetracotylen beim Eindringen und Heranwachsen einen vorübergehenden Krankheitszustand ihres Wirtes veranlaßt haben mögen, was ja nach den ROTH'Schen Beobachtungen recht wahrscheinlich ist, indes kann auch hierüber nur der Versuch Aufschluß geben.

Die stark infizierten Hirne verhalten sich genau wie die weniger stark von Tetracotylen heimgesuchten hinsichtlich der in den Hirnfalten und der Nervenmasse selbst liegenden Tetracotylenzahl. Da in diesen Teilen hier wie dort etwa gleich viele Larven sich finden, und der weitaus größte Teil der Tetracotylen in den Ventrikeln liegt, so sind natürlich auch in diesen die durch die Tiere veranlaßten Veränderungen am auffälligsten. Auch hier sind die *Lobi olfactorii*, sowie der erste und zweite Ventrikel niemals in Mitleidenschaft gezogen, dafür aber ist der dritte und besonders auch der vierte Ventrikel, sowie die *Medulla oblongata* geradezu vollgepfropft mit Tetracotylen. Die Anhäufung der Tiere in diesen Teilen ist so außerordentlich groß, daß von einem Hohlraum der Ventrikel überhaupt nicht mehr die Rede sein kann. Auch hier ist eine starke Wucherung des Hirnependyms vor sich gegangen: allenthalben dringt großzelliges, blasiges Gewebe zwischen die einzelnen Larven ein und trennt sie vollkommen, so daß die Tiere wie in einer zelligen Grundsubstanz eingebettet liegen. Mitunter findet sich auch hier, daß mehrere Larven gemeinsam außerdem noch von Zügen faserigen Gewebes umhüllt werden.

Das sie umgebende Gewebe scheint auch einen Teil der Nahrung unsrer Tetracotylen auszumachen, denn ich sah oft selbst noch an befreiten Tieren vom Mundsaugnapf und vom Haftapparat ergriffene Gewebsetzen aus diesen Teilen heraushängen. Immerhin scheint mir die Hauptnahrung unsrer Larven trotzdem aus roten Blutkörperchen zu bestehen, denn in den Darmschenkeln findet sich meist jene für alle von blutlebenden Trematoden so überaus charakteristische schwarz-körnige Masse. Auch HENLE sowie LEYDIG haben bei den von ihnen beobachteten Tetracotylen den gleichen Inhalt im Darm gefunden. Zudem sah ich nicht selten kleinere Blutergüsse der Hirnhaut in der Nähe von solchen Larven, welche dem Hirn außen ansaßen.

### Imago.

Wenn wir der BRANDESSchen Holostomidensystematik folgen, so zerfällt diese Familie in drei Unterfamilien, und zwar ist das ausschlaggebende Moment für diese Einteilung im Haftapparat gegeben, der ja überhaupt das Charakteristikum der Familie bildet. Es kommt der ersten dieser Unterfamilien, den Diplostomen (BRANDES), ein Haftapparat zu, der sich als papillöse, mehr oder weniger tiefe Höhlung darstellt. Bei der Unterfamilie der Hemistomeen (BRANDES) ist der Haftapparat ein konischer, den Bauchsaugnapf mitunter verdeckender Zapfen, während die eigentlichen Holostomeen einen konischen Zapfen

mit tiefer Centralhöhle besitzen. Da nun bei unsrer Tetracotyle der Haftapparat eine tiefe papillöse Grube darstellt, so wird das geschlechtsreife Tier zweifellos unter die Diplostomeen zu stellen sein.

Hier ist wohl auch der Ort dafür, kurz auf den von den Brüdern ERHARDT unter BRAUNS Leitung angestellten Versuch einzugehen, über den dieser berichtet. Sie verfütterten nämlich Tetracotylen aus dem Auge des Barsches, die sie als *T. volvens* bestimmten, an *Larus ridibundus* und erhielten dadurch geschlechtsreife Holostomiden, die sie — nach DIESING — als *Hemistomum spathaceum* bezeichneten. Es ist auffallend, daß die Brüder ERHARDT ihren Untersuchungen noch das DIESINGSche Werk zugrunde legten, während doch damals die BRANDESSche Holostomidenrevision schon längere Zeit erschienen war. BRANDES beschränkte in dieser Arbeit den Namen Hemistomum auf diejenigen Formen, deren Haftapparat einen kompakten konischen Zapfen darstellt. Nun kommt aber der *Tetracotyle volvens* nach v. NORDMANN eine papillöse Grube als Haftapparat zu, so daß man erwarten muß, daß sich diese Larve zu einem »Diplostomum« (BRANDES) umbildet. Was nun endlich die Species selbst anlangt, so hält BRANDES — der sich das Material aus der Wiener Sammlung schicken ließ — *Hemistomum spataceum* für eine zweifelhafte Form und glaubt, daß es mit *Hemist. pileatum* identisch sei. — Wir stehen also hinsichtlich der Species, die sich aus der *T. volvens* entwickelt, immer noch vor einem Rätsel, wenn auch durch den Versuch unzweifelhaft bewiesen ist, daß die Tetracotylen zu Holostomiden werden. Diese Tatsache ist nach BRAUN nicht mehr anzuzweifeln, da zwischen Larve und geschlechtsreifem Tier alle Übergänge in dem Darm der Möwen gefunden wurden. Leider fehlen genauere Mitteilungen über den Versuch seitens der Brüder ERHARDT, die BRAUN in Aussicht stellt, noch bis heute.

### Fütterungsversuche.

Da mir eine so große Menge von Larven zur Verfügung stand, so war es natürlich sehr verlockend für mich, Fütterungsversuche anzustellen, deren Gelingen mir Aufschluß über die systematische Stellung der Imago unsrer Larve gegeben hätte. Leider sind mehrere dieserhalb von mir angestellte Versuche gescheitert.

Es ist ja eine mißliche Seite aller derartiger Experimente, daß man in bezug auf den endgültigen Wirt eines Entozoons einen allgemein geltenden Anhaltspunkt überhaupt nicht hat. Ob der Endwirt unsrer Tetracotyle ein Fisch, ein Amphibium, ein Reptil, ein Vogel oder ein Säugetier sei, darüber von vornherein eine Entscheidung zu fällen, ist

schlechterdings unmöglich. Man tappt also mit allen auf die Auf-  
findung des Endwirts gerichteten Versuchen vollkommen im dunkeln.

Am meisten Wahrscheinlichkeit hat die Annahme für sich, daß  
der Endwirt ein Vogel sei. Den Grund dafür habe ich weiter oben  
angegeben. Zu Beginn des Sommers war mir aber diese Tatsache noch  
nicht bekannt und so stellte ich den ersten Fütterungsversuch mit  
jungen Forellen an, die aus der Fischzuchtanstalt Mühlthal bezogen  
wurden. Mit Hilfe der Pipette spritzte ich mehreren Fischen je ein  
infiziertes Hirn in den Magen, allein schon nach einem Tage war kein  
Tier mehr in den Forellen zu finden, weder im Verdauungstractus,  
noch auch in den andern Organen. Darüber, daß die Forellen das Hirn  
nachträglich nicht wieder von sich gegeben hatten, hatte ich mich  
vergewissert, indem ich die Tiere nach der Fütterung in ein ganz reines  
Glas brachte. Nach dem Scheitern dieser Versuche stellte ich das  
gleiche Experiment mit Fröschen an, aber auch hier mit negativem  
Erfolge. Ferner brachte ich mehrere Larven in die Lymphsäcke einiger  
Frösche, aber auch hier vermochten sie sich nicht zu halten, so daß  
bereits nach 2 Tagen alle in den Lymphsäcken befindlichen Tetra-  
cotylen abgestorben waren. Einen vierten Versuch stellte ich mit einer  
jungen Ente an, welche ich in verschiedenen Zwischenräumen mit  
lebenden Pfrillen fütterte. Allein auch hier fanden sich nach der  
Tötung in keinem Organ Trematoden vor, welche Ähnlichkeit mit  
Holostomiden gehabt hätten.

Zum Schluß unternahm ich noch einen von BRAUN vorgeschlagenen  
Versuch; in frische Eier, deren Schale ich mit einer sterilisierten Prä-  
pariernadel durchbohrte, spritzte ich einige frisch aus dem Hirn ge-  
nommene Tetracotylen ein. Dann wurde die Öffnung wieder sorg-  
fältig mit Kollodium verschlossen, um den Zutritt von Bakterien zu  
verhindern und die Eier hierauf in den Brutofen von 42° gelegt. Nach  
3 Tagen öffnete ich dann zwei Eier. Hier klebten die toten Tetra-  
cotylen der inneren Wand des Eies in der Nähe der Wundstelle an,  
die übrigen Eier, die ich nach 3 Wochen öffnete, waren leider gefault.  
Von den Tetracotylen fand sich nichts mehr vor. Dieser negative  
Erfolg beweist natürlich nicht, daß ein Gelingen des von BRAUN vor-  
geschlagenen Versuches überhaupt unmöglich sei, und es ist sehr gut  
denkbar, daß dieses Experiment, von dem sich BRAUN sehr viel ver-  
spricht, erfolgreich ist, falls es tatsächlich gelingt, Bakterien fern zu  
halten.

Im übrigen zeigen die hier geschilderten Versuche, daß den von  
mir untersuchten Tetracotylen scheinbar die Fähigkeit fehlt — welche

ja manchen Trematoden eigentümlich ist —, auch in andern als ihren eigentlichen Wirten, ein wenn auch kümmerliches Dasein zu fristen. Der Grund dafür dürfte in der geringen Widerstandsfähigkeit der Cuticula liegen.

### Anatomie und Histologie.

Wie ich schon im geschichtlichen Teil bemerkte, datiert die erste und letzte Mitteilung über eingehende Untersuchungen an Tetracotylen aus dem Jahre 1832. So mag es denn gerechtfertigt erscheinen, wenn ich jetzt hier versuchen will, eine genaue anatomische und histologische Schilderung eines derartigen Wurmes zu geben, zumal da eine solche Untersuchung heute nach rund 80 Jahren mit ganz andern Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik unternommen werden kann, als sie seinerzeit v. NORDMANN zu Gebote standen.

Überdies aber wird natürlich die Untersuchung der Larven in manche anatomische und histologische Verhältnisse unsrer Tetracotylen und ihrer Verwandten mehr Licht bringen können, als die Betrachtung der viel unübersichtlicheren geschlechtsreifen Tiere. Dies gilt besonders von der Cuticula, vom Hautmuskelschlauch und vom Nervensystem, welche bis jetzt für die Holostomiden nur ungenügend bekannt waren.

#### a. Äußere Verhältnisse.

Während des Lebens ändert die Tetracotyle ihre Gestalt fortwährend, ein Umstand, der die Beobachtung des lebenden Tieres sehr erschwert; dagegen nimmt die Larve schon bei geringer Pressung eine ungefähr elliptische Gestalt an, und stirbt überdies bald ab. Die Farbe der Tetracotylen ist weißlich, sie sind durchschnittlich 0,2 mm lang und 0,15 mm breit, also gerade noch mit bloßem Auge sichtbar. Irgendwie nennenswerte Größenunterschiede zwischen einzelnen Tieren habe ich niemals finden können. Es war mir das um so verwunderlicher, als v. NORDMANN drei verschiedene Entwicklungsstadien seiner *T. volvens* in den Fischeaugen nachweisen konnte.

Erst bei längerer Beobachtung bemerkt man die Sonderung des Körpers in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Der vordere Körperabschnitt, der der Kürze wegen Rumpf heißen möge, überwiegt den hinteren, den sog. Schwanzanhang bei den Tetracotylen ganz bedeutend. Dieser letzte wächst erst mit der Entwicklung der Larve zum geschlechtsreifen Tier enorm heran und übertrifft schließlich bei allen geschlechtsreifen Formen den Rumpf an Größe fast um das Doppelte,

da er dann die Geschlechtsorgane beherbergt. Bei den Tetracotylen enthält er nur deren Anlagen, die auffallende zweiteilige Harnblase und das Ende der Darmschenkel. Ganz besonders tritt das Mißverhältnis zwischen Rumpf- und Schwanzanhang bei fixierten Tieren hervor, welche den Schwanzanhang eingezogen haben.

Der Rumpf ist an der Bauchseite ausgehöhlt und seine hinteren und seitlichen Ränder sind nicht selten schwach nach innen gekrümmt (Fig. 5), während die Rückenseite ziemlich stark gewölbt ist, so daß also der vordere Körperabschnitt die Form einer Löffelkelle hat. Der gewölbten Seite dieser Löffelkelle entspreche der Rücken, der ausgehöhlten die Bauchseite. Wenn wir beim Bilde bleiben, so würde der Löffelspitze die Stelle des Tieres entsprechen, wo der Mundsaugnapf liegt, während an der Stelle seiner tiefsten Aushöhlung bei unsrer Tetracotyle das für alle Holostomiden charakteristische Merkmal, der Haftapparat, liegen würde, ein Organ, das mitunter lebhaft Bewegungen zeigt, und dann leicht sichtbar ist, nicht selten aber auch, in vollkommener Ruhe verharret, so daß es nur schwer bemerkt werden kann. Der Haftapparat stellt sich bei unsrer Form dar als eine mehr oder weniger weit geöffnete Spalte mit mehrfach zerschlitzztem Rande, die eine große Formveränderlichkeit zeigt. Ziemlich genau in der Mitte zwischen Mundsaugnapf und Haftapparat liegt der mäßig große Bauchsaugnapf, während links und rechts vom Mundsaugnapf sich bisweilen zwei kleine Höcker bemerken lassen, die sich aber oft am lebenden Tier der Beobachtung entziehen, da sie vollkommen eingezogen werden können. Es sind dies die »öhrchenförmigen Anhänge« v. NORDMANN'S, die accessorischen Sauggruben CLAPARÈDES, die Chitinleisten WEDL'S, die Leimdrüsenausmündungsstellen v. LINSTOW'S. Bei der vorliegenden Form haben wir es zweifellos mit tentakelartigen Organen zu tun, und ich habe deswegen für sie den Namen »öhrchenförmige Anhänge« beibehalten. Diese Höcker ragen, auch wenn sie sichtbar sind, nur wenig über den Körperrand hinaus und tragen auf der Spitze gewöhnlich eine schwache tellerförmige Einsenkung.

Der Schwanzanhang erscheint als prall gefüllte, sackartige Abschnürung der hinteren Rückenwand. Betrachtet man die Larve von der Seite, so zeigt sich, daß er nicht gerade nach hinten sich erstreckt, sondern daß seine Längsachse mit der Fläche des Tieres einen Winkel von etwa  $45^\circ$  bildet. Nach hinten zu nimmt sein Querdurchmesser ab, so daß also die hintere Körperpartie etwa die Gestalt der spitzeren Hälfte einer Eierschale hat. An dieser Spitze liegt die Ausmündung des Wassergefäßsystems, die demnach für gewöhnlich im Anblick

nicht bemerkt wird. Erst wenn man das Tier preßt und dadurch die Spitze des Schwanzanhangs in eine Ebene mit dem Rumpf bringt, wird sie sichtbar. — Von den inneren Organen der Larve sieht man äußerlich im Rumpf den Pharynx und die Darmschenkel schwach angedeutet. Im Schwanzanhang fällt dafür um so mehr die zweigeteilte Harnblase auf. Es ist dies die prall mit einer stark lichtbrechenden Masse gefüllte Enderweiterung der Wassergefäßstämme, die durch eine in der Mittellinie verlaufende Scheidewand, welche erst kurz vor dem P. excretorius endet, in zwei vollkommen gleiche Hälften geteilt wird. Es scheint so, wie wenn die starke Füllung der Harnblase die Aufwärtsdrehung des Schwanzanhangs veranlaßt hätte. Im übrigen wird die innere Organisation unsrer Larve vollkommen undeutlich gemacht, durch zahlreiche einfach, doppelt — oder dreifach — kugelige, stark lichtbrechende, allenthalben ins Parenchym eingestreute Körper, die das Aussehen des lebenden Tieres in eigentümlicher Weise beeinflussen. In der vorderen Körperregion an den Rändern und über den Saugnäpfen fehlen sie, während sie über den Darmschenkeln und im Haftapparat dünner gesät sind, als sonst. Unter der Haut finden sich ganz kleine stark lichtbrechende Körperchen, über deren Natur ich nicht ins klare kommen konnte. Sie ähneln nämlich mehr kleinen Flüssigkeitströpfchen, als Concrementen. Diese letzten, welche bei der *T. volvens* kugelig, bei der *T. rhachiaea* (Henle) eiförmig sind, liegen in den Endverästelungen des Wassergefäßsystems. Beim Absterben und beim Fixieren des Tieres mit sauren Flüssigkeiten verschwinden sie.

Wie alle aus ihrem Aufenthaltsort befreiten Binnenwürmer, zeichnen sich auch unsre Larven durch lebhaftere Beweglichkeit aus. Gewöhnlich ist die Längsachse des Tieres länger als die Querachse, doch kommt es vor, daß durch Verkürzung des Schwanzanhangs das Verhältnis zugunsten der Querachse verschoben wird. Es kann sogar, wenn auch der Rumpf sich zusammenzieht, die Querachse größer als die Längsachse werden, wodurch dann die Larve eine fast querelliptische Gestalt annimmt, andererseits verschmälert sich nicht selten der Rumpf so weit, bis er den gleichen Durchmesser hat, wie der Schwanzanhang; dadurch gewinnt natürlich die Längsachse ein bedeutendes Übergewicht über die Querachse. Es laufen dann die Seitenränder des Körpers vollkommen parallel, um nur am Vorder- und Hinterende plötzlich fast rechtwinkelig umzubiegen und zusammenzustoßen. Oft auch — und diese Form ist sehr bemerkenswert — nimmt der elliptische Körper die Gestalt einer *Amphora* an (Fig. 6). Es schnürt sich bei höckerförmig vorgestreckten

»öhrchenförmigen Anhängen« und mäßig vorragendem Mundsaugnapf eine Partie hinter dem vorderen Ende halsartig ein, während der Rumpf ohne deutliche Grenze in den Schwanzanhang übergeht, so daß der Körper genau in der Mitte seine größte Breite hat. Bisweilen sieht man auch die Körpermitte der Larve sich stark verengern, wodurch die Form des Körpers biskuitförmig wird. Alsdann ist meist das Vorderende breiter und massiger als die hintere Hälfte des Tieres. Die Seitenränder des Körpers, die für gewöhnlich glatt und nur wenig nach innen gebogen sind, werden bei starker Zusammenziehung der Larve wulstig und erscheinen dann regelmäßig gekerbt (Fig. 7).

Während der Rumpf sehr lebhaft Bewegungen zeigt, gehen die Bewegungen am Schwanzanhang viel langsamer vor sich. Er scheint bei der Fortbewegung des Tieres als Nachschieber eine Rolle zu spielen. Leider konnte ich die Tiere sich niemals fortbewegen sehen, denn sie nehmen alle ihre Bewegungen auf derselben Stelle vor, und zwar bringen sie häufig den Mundsaugnapf in die Nähe von Bauchsaugnapf und Haftapparat, um ihn dann mit ziemlicher Energie wieder möglichst weit davon zu entfernen, woraus man schließen kann, daß ihnen das Kriechen durch die Glätte des Glases unmöglich gemacht wird. Wenn den Larven trotzdem ab und zu eine geringe Ortsveränderung gelang, so ist dies wohl zurückzuführen einmal auf die Tätigkeit des Schwanzanhanges als Nachschieber, dann aber auch auf die Wirkung ihrer lebhaften Bewegungen auf die sie umgebenden Flüssigkeit.

Die einzelnen Anheftungsorgane können sehr verschiedenartig bewegt werden: Der Mundsaugnapf, der wie gesagt, bauchwärts verschoben ist, kann mit seiner Öffnung die vordere Körperspitze bilden, die Mundöffnung ist nur selten kreisrund, für gewöhnlich sind ihre Ränder in drei Höcker ausgezogen, so daß sie **T** oder **Y**-förmig erscheint. Ferner kann der Mundsaugnapf, was auch v. **NORDMANN** für die *T. volvens* bemerkt und abbildet, tief ins Körperinnere zurückgezogen werden, so daß am Vorderende der Larve eine trichterförmige Öffnung zu liegen scheint, die noch vertieft wird dadurch, daß die »öhrchenförmigen Anhänge« dann immer dicht an die Öffnung herangezogen werden.

Der Bauchsaugnapf liegt beim lebenden Tier bald mehr nach vorn, bald mehr nach hinten verschoben, auch der Rand seiner meist quer elliptischen Öffnung zeigt die Neigung zur Bildung von Höckern. Wie bei manchen Distomiden kann der Bauchnapf ein Stück weit über die Bauchfläche vorgestülpt werden, so daß er dann als Kugelkappe über die Körperoberfläche hervorragt. Für gewöhnlich aber liegt in

der Tiefe, und auch hierin unterscheidet sich unsre Tetracotyle von der *T. volvens* (v. Nordm.), bei der Bauchsaugnapf und Haftapparat stets halbkugelförmig über die Bauchfläche sich erheben. Vermöge einer merkwürdigen Einrichtung des Hautmuskelschlauches kann unsre Tetracotyle auch die Öffnung des Bauchsaugnapfes nach vorn oder nach hinten richten.

Noch beweglicher als die Saugnäpfe sind diejenigen Haftorgane, welche die Verwandtschaft des Tieres zu den Holostomiden dartuen, oder besser, das Tier als Holostomidenlarve kennzeichnen. Die »öhrchenförmigen Anhänge« sind bald fast vollkommen unsichtbar, bald ragen sie als kleine Höcker mit tellerförmiger Spitze über den Körperrand hervor (Fig. 6), bald liegen sie vollkommen bauchseitig, als zwei verhältnismäßig große, rundliche Lappen (Fig. 8). Oft auch als zwei tellerförmige Grübchen (Fig. 7). Selten sind sie weit über die Körperoberfläche vorgestülpt und an der Spitze kolbig verdickt. Es sind, ebenso wie die »öhrchenförmigen Anhänge« der *T. volvens* tentakelartige Organe, die aber gleichzeitig eine vorläufige Anheftung des Tieres bewirken zu können scheinen. Hiervon weiter unten.

Ich habe schon gesagt, daß der Haftapparat als mehrfach verästelte Spalte erscheint. Dieses Aussehen kommt dadurch zustande, daß der Rand seines Lumens von mehreren verschiedenen großen Papillen eingenommen wird, welche sehr energisch bewegt werden können. Sie ziehen sich zusammen und kehren wieder in ihre Lage zurück; wenn die Papillen diese Bewegungen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander ausführen, so hat man den Eindruck, als ob der Haftapparat eine mahlende Bewegung machte. Ist das Organ geöffnet, so sieht man in der Tiefe noch eine zweite Lage von Papillen, die äußeren Papillen erheben sich nie selbständig über die Körperoberfläche, wie denn überhaupt das ganze Organ sich für gewöhnlich über die Bauchfläche durchaus nicht emporhebt und auch hierin von der *T. volvens* (v. Nordm.) unterschieden ist. Sehr selten kommt es aber auch vor, daß ein kreisrunder Teil, welcher die Umgebung der verästelten Öffnung bildet, über die Bauchfläche vorgestreckt wird (Fig. 8), und dann hat der Apparat die Form eines Stempels, dessen Platte von den die Öffnung umschließenden Papillen gebildet wird, während der Griff durch die verschmälerte Verbindung dieser Platte mit dem Körper dargestellt würde. In diesem Falle ist die Aushöhlung des Rumpfes stets vertieft, so daß die Ränder stärker nach innen gekrümmt sind als gewöhnlich.

Cuticula: Die Cuticula unsrer Tetracotyle ist vollkommen glatt,

ohne jede Bewaffnung. Sie kleidet Saugnäpfe und Haftapparat innen aus und stülpt sich auch eine Strecke weit in den Exeretionsporus ein. Indes ist sie nicht überall gleich dick. Am vorderen Körperende, besonders über dem Mundsaugnapf und in der tellerförmigen Einsenkung der »öhrchenförmigen Anhänge« ist sie weit dünner als am Schwanzanlange. Nachdem wir schon oben diesen Organen die Aufgabe des Tastens zugesprochen haben, ist die Verdünnung der Cuticula in der Nähe dieser Organe ohne weiteres erklärt. Im Innern der Saugnäpfe und des Haftapparates ist die Cuticula nur etwa halb so dick wie am übrigen Körper, da sie ja an diesen Stellen den zerstörenden Säften des Wirttieres keine freie Angriffsfläche darbietet.

Interessant sind die cuticularen Verhältnisse der Saugnäpfe dadurch, daß diese auch gegen das Parenchym durch ein Blatt der äußeren Cuticularschicht abgesetzt werden.

Die Saugnäpfe liegen für gewöhnlich in der Tiefe, so daß sie sich, wenn das Tier undurchsichtig wäre, äußerlich nur durch zwei kleine kreisrunde Öffnungen bemerkbar machen würden. An diesen Öffnungen schlägt sich die Cuticula eine Strecke weit ein, um dann wieder umzukehren und stark anschwellend die peripheren Enden der Saugnäpfe zu bedecken, in deren Tiefe sie sich alsdann einstülpt. An der Stelle, wo sie wieder umkehrt, spaltet sie ein Blatt ab, welches die äußere Circumferenz der Saugnäpfe umgibt und sie vom Parenchym trennt. Auf den Zweck dieser Verhältnisse werde ich weiter unten noch eingehen.

Die Cuticula selbst besteht aus zwei Schichten, einer äußeren dicken, die im Profil durch eine feine Querstrichelung dunkler erscheint, und einer hellen homogenen, viel dünneren Schicht, welche von der ersten durch eine scharfe Linie abgesetzt ist und die bei stärkeren Vergrößerungen fein gekörnt erscheint. Eine solche feingekörnte Linie bildet auch den Abschluß der dunkleren Schicht nach außen. Gegen Färbemittel verhalten sich beide Schichten verschieden, indem die äußere manche Farbstoffe (WEIGERT-HEIDENHAIN'Sches Hämatoxylin, Lichtgrün) sehr begierig aufnimmt, während die innere sich stets nur sehr schwach färben läßt. Diese letzte allein kommt an Dicke im Verhältnis zur Größe des Tieres der Cuticula der von POIRIER beschriebenen Diplostomen gleich und bleibt auch dem Tier bei der Maceration viel länger erhalten, als die äußere Schicht, die schon bei lebenden Tieren, welche 24 Stunden in physiologischer Kochsalzlösung gelegen haben, manchmal zu zerfallen beginnt. Überhaupt ist die äußere Schicht ein sehr veränderliches Gebilde; schon bei geringer Pressung

der Tetracotyle sieht man alsbald große Flüssigkeitsblasen durch sie nach außen treten, und in kurzer Zeit ist sie vollkommen zerfallen. Dieser Zerfall geht in derselben Weise vor sich, wie ihn LOOSS für das *Dist. tereticolle* geschildert hat. Immer bleibt jedoch dabei die innere helle Schicht vollkommen unverletzt, und man findet sie oft noch bei Tieren, die 4—5 Tage in physiologischer Kochsalzlösung oder Alkohol maceriert wurden, unversehrt vor. Dieser Umstand läßt es als möglich erscheinen, daß allen Holostomiden noch eine äußere Cuticularschicht von eigenartigem Bau zukommt, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß sie nur eine so dünne Cuticula haben sollten, wie sie POIRIER ihnen zuschreibt, und wie sie meines Wissens keinem bekannten *Distomum* zukommt. BRANDES erwähnt die Cuticula nur kurz, und da seine Revision der Holostomiden in der Hauptsache auf konserviertes Material sich stützt, so ist es gar nicht ausgeschlossen, daß ihm die äußere Schicht der Cuticula nur deshalb nicht zu Gesicht gekommen ist, weil sie bei der Konservierung verloren gegangen war. Ich selbst hatte Gelegenheit, einige wenige, allerdings sehr schlecht konservierte Holostomiden der Münchener Sammlung, die noch aus der Zeit v. STEBOLDS stammten, untersuchen zu können (*Holost. longicolle* [Duj.], *H. platycephalum* [Nitzsch] und *H. erraticum* [Rud.]) und glaubte dort an einigen Stellen über der sehr dünnen homogenen Cuticula, welche der von POIRIER abgebildeten ganz ähnlich ist, noch Fetzen einer cuticularen Schicht zu erkennen, welche der äußeren Schicht der Cuticula unsrer Tetracotyle glich, und durch ihre charakteristische Struktur sofort auffiel. Leider war das Material zur weiteren Untersuchung nicht geeignet, da die Maceration schon zu weit vorgeschritten war.

Die Grenzen der dunkleren Schicht nach außen erscheinen wie gesagt, bei stärkeren Vergrößerungen fein gekörnt. Dies Verhalten beruht auf einem sehr merkwürdigen Bau der äußeren Cuticularschicht. Wenn man diese nämlich mit stärkeren Vergrößerungen betrachtet, so bemerkt man in ihr zahlreiche sehr kleine schwarze Pünktchen, die beim Senken des Tubus an Umfang zunehmen und hell werden. Bei noch weiterem Senken bietet sich dem Auge das Bild einer sehr regelmäßigen sechseckigen Felderung dar. Hierbei erscheinen die eigentlichen Felder hell, während die sie abgrenzenden Linien dunkel sind (Fig. 17). Dies Verhalten macht es wahrscheinlich, daß die äußere Cuticularschicht aus zwei verschiedenen Substanzen besteht, und zwar scheinen in eine homogene helle, vielleicht dickflüssige Grundsubstanz überaus kleine Prismen eingetaucht zu sein. Diese Prismen stehen mit ihrer Längsachse, die bedeutend größer ist als die Querachsen, senkrecht

zur Körperoberfläche, und ihre oberen und unteren Wandungen sind ziemlich stark vorgewölbt. Eben diese Vorwölbung ruft bei Betrachtung der Cuticula im Profil den Eindruck hervor, wie wenn die Grenzlinien der äußeren Schicht fein gekörnt wären.

Diese Verhältnisse sind am frischen ungefärbten Präparat nicht sehr deutlich zu sehen. Um so schöner treten sie aber an Tangential-schnitten hervor, die mit Bordeauxrot gefärbt sind, ein Farbstoff, den die äußere Schicht nicht so energisch aufsaugt wie Lichtgrün oder Hämatoxylin. Er eignet sich übrigens auch zur Darstellung dieser Verhältnisse an Totalpräparaten, nur wird die Deutlichkeit des Bildes stets unter der verhältnismäßigen Undurchsichtigkeit der Tetracotyle selbst zu leiden haben. Um nun die Cuticula von der Tetracotyle ab-zupräparieren, was ja manuell unmöglich ist, wandte ich folgendes Ver-fahren an: Ich brachte die frischen Larven in ein Gemisch, welches bestand aus

- 1 Teil Perenyisgemisch.
- 1 Teil Bordeauxrot,
- 1 Teil Glyzerin,

und stellte sie dann für 12 Stunden in einen Thermostaten von 56°. Dann wurden die Larven auf dem Objektträger unter Deckglas in Glyzerin schwach gekocht (um die Entfärbung des Präparates zu ver-hindern, wurde auch diesem Glyzerin etwas Bordeauxrot beigemischt). Nach kürzerem oder längerem Kochen hob sich dann die äußere Schicht der Cuticula von selbst unter dem Druck des Deckgläschens voll-kommen vom Körper ab. Wenn ich nun unter Druck das Deckgläschen hin und her bewegte, so wurde der Körper aus der äußeren Schicht der Cuticula, die ganz intakt blieb, herausgeschält und die Struktur dieser Schicht trat jetzt vollkommen klar hervor. Im Bordeauxrot färben sich nur die Prismen, und zwar am Rande stärker als im Innern, während die Grundsubstanz vollkommen ungefärbt bleibt. Man erhält also das Bild einer ganz regelmäßigen wabigen Struktur, welche auch das die Saugnäpfe gegen das Parenchym absetzende cuticulare Blatt besitzt. Eine ganz ähnliche Cuticula scheint übrigens auch dem *Monostomum proteus* zuzukommen, wenigstens erinnern die Zeichnungen, welche WALTER von der Cuticula dieses Tieres gibt, sehr lebhaft an die Cuticula unsrer Tetracotyle; auch ist ihm der Bau der die Saugnäpfe umgebenden Haut aufgefallen, und er gibt eine Abbildung davon, die ganz mit den bei unsrer Larve vorhandenen Verhältnissen überein-stimmt. Daß dieses Blatt ebenso strukturiert sei, wie die Cuticula, erwähnt er nicht, da er sich durch die Querstrichelung der äußeren

Cuticularschicht zu der Annahme verleiten ließ, daß die Parenchymmuskulatur diese durchbohre.

\* Hautdrüsen: Gebilde, die man mit Sicherheit als Hautdrüsen bezeichnen könnte, fehlen der vorliegenden Tetracotyle vollkommen. Auch hier bestätigt sich also wieder die Ansicht von LOOSS und v. BUTTEL-REEPEN, daß BLOCHMANN zu weit geht, wenn er das Vorkommen von Hautdrüsen bei Trematoden für eine allgemein verbreitete Erscheinung erklärt. Ganz im Gegenteil ist hier die Zahl der Zellen, welche überhaupt als Hautdrüsen in Betracht kämen, sehr beschränkt, und zwar finden sich nur am Körperperrande hin und wieder die bekannten flaschenförmigen Zellen, deren Spitze nach außen zu gerichtet ist. Nur sehr selten sieht man sie am Rücken oder an der Bauchseite liegen. Übrigens besitzt der Kern dieser Zellen viele kleine Nucleoli, ein Verhalten, welches auch die »großen Zellen« der Saugnäpfe und einen Teil der Haftapparaturdrüsenzellen zeigt. Dies tritt besonders gut bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN hervor.

Hautmuskelschlauch: Mit der unteren helleren Schicht der Cuticula steht natürlich die Muskulatur in engster Verbindung. Der Hautmuskelschlauch unsrer Tetracotyle unterscheidet sich von dem der meisten Distomen dadurch, daß eine regelmäßige Ringmuskelschicht nicht aufzufinden ist. Eine Diagonalmuskulatur fehlt vollkommen. Dafür ist aber die Längsmuskulatur, die ja bei keinem *Distomum* vermißt wird, um so kräftiger entwickelt, und zwar in ganz eigenartiger Weise. Um ihre Verhältnisse zu verstehen, muß man sich vor Augen halten, daß das Tier aus einem ventral ausgehöhlten Rumpf und einem sackartigen Schwanzanhang besteht. Nur im ersten ist die Muskulatur überall kräftig entwickelt, während die Muskulatur im Schwanzanhang hauptsächlich der Rückenseite angehört.

Obwohl auch am vorderen Körperabschnitt ein Unterschied zwischen rücken- und bauchseitiger Muskulatur nicht zu verkennen ist, indem die Muskelbündel der Rückenseite etwas schwächer sind — eine gemeinsame Eigentümlichkeit aller Distomiden —, so ist doch eine strenge Trennung zwischen der Muskulatur des Bauches und des Rückens deswegen nicht durchzuführen, weil auch die Muskelbündel des Rückens zum Teil auf die Bauchseite übergreifen scheinen. Überhaupt ist die Hautmuskulatur bei unsern Formen dadurch merkwürdig kompliziert, daß alle beweglichen Organe durch die Bündel der Hautmuskulatur zusammenhängen, so daß die Bewegung des einen Organs das andre natürlich beeinflussen müssen.

Besäße jedes Organ einen besonderen Anteil an der Hautmuskulatur, so wären an der Bauchseite fünf verschiedene Muskelsysteme zu unterscheiden: erstens, die eigentliche Körpermuskulatur, zweitens, die Muskulatur der »öhrenförmigen Anhänge«, drittens, die Muskulatur des Haftapparates, viertens und fünftens, die Muskulatur von Mund- und Bauchsaugnapf. Diese Systeme hängen aber, wie gesagt, alle untereinander aufs engste zusammen. Wie dies zustande kommt, wird sogleich ersichtlich werden.

Es entspringt ein Teil der Längsmuskeln in der Wandung der Mundöffnung. Aus ihr treten die Faserbündel sternförmig hervor, um dann an der Unterlippe und den seitlichen Rändern dieser Öffnung scharf umzubiegen und nach hinten zu ziehen. Der mediale Teil dieser Faserbündel läuft geradeswegs auf den Bauchsaugnapf zu, senkt sich in seine Höhlung ein und zieht, nachdem er sie verlassen hat, zu den vordersten Papillen des Haftapparates. Die mehr seitlich gelegenen Fasern weichen dem Bauchsaugnapf in ihrem Verlaufe aus und enden zum Teil in den nächsten Papillen des Haftapparates. Ein anderer Teil endet in seinen mehr seitlich gelegenen Papillen und ein dritter Teil endlich zieht am Haftapparat vorbei, um hinter ihm im Bogen umzubiegen und dann abermals nach vorn ziehend, wieder in der Tiefe der Mundöffnung zu verschwinden.

Diese Muskeln müssen bei festgestelltem Haftapparat durch ihre Zusammenziehung den Mund weit öffnen und ihn in die Nähe des Haftapparates bringen, während sie bei festgestelltem Mundsaugnapf natürlich die gleiche Wirkung auf den Haftapparat ausüben.

In dieser Wirkung werden sie kräftig unterstützt von den links und rechts von ihnen verlaufenden Muskelzügen. Diese entspringen nur zu einem kleinen Teil am vorderen Körperende zwischen Anhängen und Mundsaugnapf, zum größten Teil aber aus der tellerförmigen Einsenkung auf der Spitze der »öhrenförmigen Anhänge«, wo sie ebenfalls in sternförmiger Anordnung ansetzen, um sich dann aber gleich nach ihrem Austritt ebenso wie die Fasern des Mundsaugnapfes parallel zueinander und zu den oben geschilderten Faserbündeln des Mundsaugnapfes einzustellen, und dann nach rückwärts zu verlaufen, wo ein Teil von ihnen in die hintersten Haftapparatpapillen sich begibt, ein anderer aber in weitem Bogen nach rückwärts den Haftapparat umgeht, und durch den hinteren Rand des vorderen Körperabschnittes ziehend, in den »öhrenförmigen Anhang« der andern Seite wieder eindringt. Alle diese Faserbündel sind ungefähr gleich dick und voneinander gleich weit entfernt, so daß sie bei ihrer Betrachtung wie

zahlreiche immer kleiner werdende U-Bögen wirken. Ein anderer Teil der Muskulatur der »öhrchenförmigen Anhänge« wird gebildet von besonderen Ringmuskeln, die konzentrisch um die tellerförmige Einsenkung angeordnet sind. Ein Teil dieser Ringmuskeln entspringt auch hier wieder an der inneren Wand der Mundöffnung, während der größere Teil in sich geschlossene Ringe bildet; die aus der Mundöffnung entspringenden Muskelbündel haben offenbar den Zweck, unsrer Larve zu ermöglichen, die Anhänge in die Nähe des Mundes zu bringen. Einen ganz ähnlichen Zweck haben regelmäßig verlaufende Muskelbündel, welche aus der tellerförmigen Einsenkung der Anhänge entspringen und ventral in querer Richtung zum andern Anhang verlaufen; offenbar sollen diese Muskeln die beiden antennenartigen Organe einander nähern, womit sie ja auch der Mundöffnung näher gebracht werden. Obwohl auf der Rückenseite diese letzten Muskelzüge nicht aufzufinden waren, glaube ich doch, daß sie auch dort vorhanden sind und als Antagonisten der ersten wirken. Muskelzüge, welche direkt unterhalb der »öhrchenförmigen Anhänge« lägen und die oben erwähnte, halsartige Einschnürung der vorderen Körperpartie veranlassen könnten, habe ich vergeblich gesucht. Es handelt sich hier vielleicht um sehr feine Faserzüge, oder aber diese Einschnürung wird von der parenchymatischen Muskulatur besorgt.

Die Muskulatur des Rückens ist nicht ganz so stark wie die der Bauchseite, sie liefert auch hauptsächlich die nicht sehr kräftigen Muskelzüge des Schwanzanhangs. Der mittlere Teil der Fasern entspringt auch hier wieder aus der Innenwand der Mundöffnung, während die übrigen Längsfasern sich links und rechts vom Mundsaugnapf fächerförmig ansetzen und ein dritter Teil wieder aus der tellerförmigen Einsenkung auf der Spitze der »öhrchenförmigen Anhänge« seinen Ursprung nimmt. Nach hinten zu verlaufen die Fasern der Mittellinie geradeswegs in den Schwanzanhang hinein, wo sie sich in den Excretionsporus einsenken. Sie sind also durch ihre Zusammenziehung bei festgestelltem Mundsaugnapf imstande, den Excretionsporus zu öffnen und den Schwanzanhang zu verkürzen. Die seitlichen Muskelzüge, die aus den »öhrchenförmigen Anhängen« entstehen, stehen wieder in Verbindung mit dem Haftapparat. Sie umgreifen nämlich den Körperrand an der Stelle des Rückens, welche dem hinteren Rande des Vorderkörpers entspricht, seitlich und ziehen zum Haftapparat. Die oft auftretende scharfe Sonderung zwischen Schwanzanhang und Rumpf ist auf diese Muskelzüge zurückzuführen, die durch ihre Zusammenziehung den Rumpf breiter machen, während an der Stelle,

wo sie den Körperand umgreifen, eine tiefe Einschnürung entstehen muß. Ihr Zweck ist offenbar der, die Papillen des Haftapparates, in welchen sie einmünden, zurückzuziehen, dann aber auch der, den vorgestreckten Haftapparat dem hinteren Körperande zu nähern.

Eine besondere Muskulatur kommt im Schwanzanhange dem Porus excretorius zu, in dessen Umkreis sich regelmäßig angeordnete Ringmuskeln finden. Sie scheinen ebensowohl als Sphincter dieses Porus zu wirken, wie auch der Verlängerung des Schwanzanhanges zu dienen, da sie verhältnismäßig weit emporreichen.

Die hier geschilderten Verhältnisse des Hautmuskelschlauches unsrer Larve scheinen mir eine von BRANDES geäußerte Ansicht zu stützen. Dieser Autor vermutet nämlich, daß die den Haftapparat umgebende Drüse ein Secret ausscheidet, welches die Gewebe des Wirtes reize. Wenn dies tatsächlich der Fall ist, so muß es natürlich für das Tier von Vorteil sein, jederzeit mit der Mundöffnung möglichst schnell an die Stätte gelangen zu können, wo der Haftapparat das Gewebe zum Zerfall gebracht oder zur Flüssigkeitsausscheidung veranlaßt hat. Andererseits wieder muß der Haftapparat schnell an eine Stelle gebracht werden können, die das Tier durch Tasten mit Mundsaugnapf und »öhrchenförmigen Anhängen« als geeignet zur Anheftung befunden hat. BRANDES nimmt nun an, daß das Tier, nachdem einmal der Haftapparat eine Stelle des Darmes gereizt habe, sich nach rückwärts bewegen müsse, um seine Nahrung aufzunehmen. Die hier geschilderten Verhältnisse der Muskulatur machen diese Annahme unnötig, da ja durch die Längsmuskelschlingen der Mundsaugnapf jederzeit in die Nähe des Haftapparates gebracht werden kann.

Öhrchenförmige Anhänge. Die »öhrchenförmigen Anhänge« selbst werden zweierlei Verrichtungen haben, einmal die des Tastens, wie denn auch ihre ganze Bewegungsart an Tentakeln erinnert, dann aber wird ihnen auch die Aufgabe zufallen, den Mundsaugnapf bei der vorläufigen Anheftung zu unterstützen. Jedenfalls münden auf ihnen keine Ausführgänge von Leimdrüsen aus, und nie finden sich in ihrer Nähe Zellen, die als Leimdrüsen gedeutet werden könnten. Auf Horizontalschnitten zeigen sich die Anhänge selbst stets vollkommen kernlos und es fällt ferner auf, daß die Cuticula in ihrer tellerförmigen Einsenkung nicht nur dünner, sondern auch bedeutend lockerer ist, als am übrigen Körper, eine Einrichtung, die wahrscheinlich mit der Tastfunktion der Anhänge in Zusammenhang gebracht werden muß. Ferner gehen lange Parenchymmuskeln von großer Stärke, die aus der Nähe des

Haftapparates zu kommen scheinen, in die »öhrchenförmigen Anhänge« hinein.

Daß diese tatsächlich die Aufgabe haben, als Tastorgane die Tetracotyle über ihren Aufenthaltsort zu unterrichten, ist schon v. NORDMANN bei der *T. volvens* aufgefallen, so daß er die Anhänge einfach für antennenartige Organe erklärte. Die merkwürdige, radiäre und circuläre Muskulatur scheint ihm entgangen zu sein, was sehr erklärlich ist, da man sie nur bei stärkeren Vergrößerungen sieht. Zu seiner Ansicht wird er hauptsächlich durch die große Beweglichkeit dieser Organe gekommen sein, und in der Tat wäre diese ja den Anhängen schwerlich vonnöten, wenn sie bloße Anheftungsorgane oder Drüsenausmündungsstellen wären. Andererseits aber bedürften sie auch wieder nicht einer komplizierten Muskulatur von solcher Stärke, wenn sie allein die Aufgabe von Antennen zu erfüllen hätten. Mit wieviel Recht v. NORDMANN indessen ihnen in erster Linie die Funktion des Tastens zuschrieb, wird erst klar, mit der Feststellung, daß vom Gehirn aus zwei starke Nervenstränge die ganz bedeutend kräftiger sind, als diejenigen, welche den Mundsaugnapf versorgen, in die Anhänge hinein ziehen und sich erst fast dicht unter der hier sehr lockern Cuticula in Fasern auflösen. Das Tastvermögen scheint übrigens, was ich nur beiläufig bemerken möchte, bei der *T. echinata* (Dies.) insofern eine Vervollkommnung erfahren zu haben, als bei dieser Form nach CLAPARÈDE die Anhänge mit feinen Wärzchen besetzt sind. Demnach scheinen die »öhrchenförmigen Anhänge« unsrer Larven ein Analogon zu bilden zu den Fühlspitzen, in welche das Vorderende bei gewissen Turbellarien ausgezogen werden kann. Überhaupt ist der Vergleich mit diesen Fühlspitzen um deswillen fruchtbar, weil er zeigt, daß die tellerförmige Einsenkung auf der Spitze der »öhrchenförmigen Anhänge« unsrer Tetracotylen nicht in notwendigem Zusammenhang mit den Tastfunktionen dieser Organe stehen muß; denn die Fühlspitzen der Turbellarien, welche ja eine verhältnismäßig noch stärkere Innervierung als die »öhrchenförmigen Anhänge« besitzen und somit in ihrer Ausbildung als Tastorgane viel weiter vorgeschritten sind als diese, zeigen keine solchen Einsenkungen auf der Spitze, und es ist ja auch durchaus nicht einzusehen, inwiefern die Einsenkungen den Organen beim Tasten zugute kommen sollen.

Man muß demnach annehmen, daß diese Einsenkungen sowie die stark entwickelte Muskulatur noch einen der Tastfunktion fremden Zweck haben, und dieser Zweck kann nur der sein, eine vorläufige Anheftung der Tetracotyle zu bewerkstelligen. Aus der Form der Organe erhellt, daß ihre anheftende Wirkung ähnlich wie die der

Saugnäpfe auf dem Prinzip des luftleeren Raumes beruht. Ich denke mir das folgendermaßen: Durch die Längsmuskeln wird die tellerförmige Einsenkung der Anhänge zum Verstreichen gebracht, worauf diese dann der Anheftungsstelle angepreßt werden. Ziehen sich nun die vom Haftapparat herkommenden parenchymatischen Muskeln, sowie die circulären Muskeln zusammen, so entsteht ein luftleerer Raum, der das Tier an der betreffenden Stelle befestigt. Auf diese Weise hat die Tetracotyle bei festgestelltem Haftapparat den Mundsaugnapf stets zur Nahrungsaufnahme frei, und braucht überdies ihre Längsmuskelschlingen nicht kontrahiert zu halten, da ja die Mundöffnung stets dank der Wirkung der Anhänge an der nahrungsreichen Stelle festgehalten werden kann. Ohne weiteres ist klar, daß die Anhänge nicht mit der gleichen Kraft wirken können, wie die Saugnäpfe oder der Haftapparat. Dafür sind ihre Muskeln denn doch zu schwach.

Die vorstehenden Erwägungen machen es mir wahrscheinlich, daß wir es hinsichtlich der öhrchenförmigen Anhänge mit umgebildeten Saugnäpfen zu tun haben, zumal ihre äußere Form bei manchen Arten auch noch an solche zu erinnern scheint. So bezeichnet sie MOULINIÉ bei der von ihm entdeckten Form schlechthin als Saugnäpfe, während CLAPARÈDE sie für die *T. echinata* als accessorische Sauggruben beschrieb. BRANDES sah selbst noch bei einer geschlechtsreifen Form die Anhänge außen der Körperwand tellerförmig aufsitzen, ein Verhalten, welches doch sehr lebhaft an das der Saugnäpfe erinnert. Wenn wir uns dann noch vergegenwärtigen, daß auch der Haftapparat ein Anheftungsorgan ist, so ergibt sich, daß die hierher zu stellenden Formen im Besitze von fünf mehr oder weniger starken Anheftungsorganen sind. Dies Verhalten muß die Frage nahelegen, ob vielleicht die Holostomen, die ja hinsichtlich ihrer Entwicklung, wie wir im geschichtlichen Teil gezeigt haben, zwischen Ento- und Ectoparasiten zu stehen scheinen, nicht auch hinsichtlich ihres anatomischen Verhaltens ein Mittelding zwischen beiden Entwicklungsreihen der Trematoden darstellen. Auch bei der sonstigen anatomischen Untersuchung unsrer Tetracotyle ergaben sich einige Verhältnisse, welche die eben aufgeworfene Frage zu bejahen schienen. Ganz besonders schön tritt dies bei dem Nervensystem in Erscheinung, welches sich in seinen Hauptsträngen ganz ähnlich verhält, wie bei den Tristomiden, ectoparasitischen Trematoden, die links und rechts vom Mundlappen zwei Saugnäpfe und außerdem an der hinteren Bauchseite eine große Haftscheide besitzen.

Natürlich sind zur Entscheidung einer solchen Frage Untersuchungen nötig, die auf der Beobachtung zahlreicher Vertreter dieser Gruppen

füßen, und ich bitte deshalb die oben dargelegte Vermutung über die Stellung der Holostomiden im Trematodensystem, die sich mir bei der Untersuchung der *Tetracotyle* aufdrängte, nur als eine aufgeworfene Frage betrachten zu wollen.

**Haftapparat.** Interessanter als die eben, geschilderten Verhältnisse ist der für das Tier biologisch scheinbar sehr wichtige Haftapparat. Er liegt, wie schon gesagt, hinter dem Bauchsaugnapf, an der Stelle, wo der Rumpf am tiefsten ausgehöhlt ist; ebenso wie die Anhänge, für die eine bestimmte Form nicht angegeben werden konnte, zeigt auch der Haftapparat ein stets wechselndes Verhalten, so daß auf eine allgemein gültige Charakteristik verzichtet werden muß. Im allgemeinen stellt er eine von den im Wassergefäßsystem liegenden Concrementen ziemlich freie Körperstelle dar, in deren Mitte das Lumen liegt. In dieses springen von allen Seiten verschieden große Papillen vor, so daß es unregelmäßig verästelt erscheint. Da die Papillen genau aufeinander passen, so ist seine Öffnung für gewöhnlich geschlossen und bildet eine mitunter kaum sichtbare verästelte Spalte. Die Papillen entspringen direkt aus der Bauchfläche und sind überhaupt nicht von ihr abgesetzt, so daß ihre Ursprungsstelle nicht zu bemerken ist. BRANDES widerspricht der Angabe POIRIERS, daß die Papillen dem oberen Rande des Haftapparates aufsäßen. Ich kann aber diese Angabe für die vorliegende Form voll bestätigen: die Papillen liegen in einer Ebene mit der Bauchfläche.

Die Papillen zeigen schon am lebenden Tier eine wenn auch nicht besonders deutliche nach der Spitze jeder Papille zu konvergierende Streifung, die von Muskelbündeln herrührt. Diese Streifung dürfte v. LINSTOW wohl zu der Annahme veranlaßt haben, daß auf den Papillen Drüsenausführgänge sichtbar seien.

Merkwürdig ist, daß trotz der starken Muskulatur die Papillen nur bis zu einem gewissen Grade rückziehbar sind; das Lumen des Haftapparates erscheint dann nicht mehr als geschlossene Spalte, sondern als schmale, unregelmäßig verästelte Öffnung, in deren Tiefe wieder andre, unregelmäßig große Papillen sichtbar werden. Es ist dies ein Verhalten, welches sich meist bei fixierten Tieren zeigte. Die Zahl der Papillen des Haftapparates beträgt meist fünf, im Leben ist sie oft größer, nie aber geringer und auch bei fixierten Tieren finden sich meist nur fünf Papillen. Auch hierin unterscheidet sich unsre Art von der *T. volvens*, welche eine größere Zahl von gleich großen Haftapparatpapillen zu besitzen scheint. Der Apparat reicht als röhrenartiger

langer Stollen tief ins Körperinnere hinein (Fig. 13), so daß er erst in geringer Entfernung von der Körperwand endigt. Kurz vor seinem Ende steht ein zweiter Kranz von Papillen, hinter dem sich das Lumen zu einer in querer Richtung plattgedrückten kreisförmigen Lichtung erweitert. Dieser Stollen mit seinen Papillen und seiner Enderweiterung wird in ganzer Ausdehnung von der Körpercuticula ausgekleidet, welche hier nur beträchtlich dünner ist, als am übrigen Körper. In der letzten Enderweiterung scheinen übrigens die Prismen der äußeren Cuticulaschicht weniger zahlreich zu sein, als an den übrigen Körperstellen, so daß diese Schicht hier etwas lockerer erscheint.

Die vom Hautmuskelschlauch gelieferte Muskulatur des Haftapparates habe ich in der Hauptsache schon bei diesem besprochen und es bleiben mir deswegen hier nur noch einige sehr schwache Muskeln zu erwähnen. In geringer Entfernung von dem Ursprung der Randpapillen finden sich nämlich einige wenige unregelmäßig verlaufende, kaum sichtbare Ringmuskelnbündel, die unzweifelhaft den Zweck haben, die Papillen gegeneinander zu pressen (Fig. 8). Der äußerste dieser Muskelringe begrenzt ein kreisrundes Feld, welches über die Bauchfläche emporgehoben werden kann, was aber nur sehr selten geschieht. In diesem Falle stellt der Haftapparat ein stempelförmiges Gebilde dar (Fig. 8). Der Stempelplatte würden dann die das Lumen umgebenden Papillen entsprechen, während dem Stempelgriff die etwas verschmäligte Verbindung der Platte mit dem Rumpfe zu vergleichen wäre. Die beiden, vom Rücken her zum Haftapparat ziehenden Muskelgruppen werden nur dann sichtbar, wenn der Haftapparat sich in diesem Zustand befindet, während sie sonst nicht zu sehen sind, wahrscheinlich deswegen, weil sie unter den Muskeln der Ventralseite verlaufen.

Was die parenchymatische Muskulatur des Organs anlangt, so sieht man allenthalben aus dem Parenchym in dem vorderen und hinteren Papillenkranz feine, aber sehr zahlreiche Fasern hineinstrahlen, die nach der Spitze zu konvergieren, sich also genau so verhalten, wie die entsprechenden Fasern der »öhrchenförmigen Anhänge«. Auch darin gleichen sie diesen Organen, daß niemals Kerne in ihnen nachgewiesen werden konnten. Außer diesen zarten Fasern besitzt der Haftapparat aber auch noch eine eigne, aus sehr starken Parenchymmuskeln bestehende Muskulatur: zahlreiche Parenchymmuskeln wenden von der Rückenwand des Körpers schnurgerade zum hinteren blinden Ende des Apparates und setzen das Tier in den Stand, die abgeflachte Enderweiterung des Stollens noch zu vertiefen, während andre Parenchymmuskeln sich an der Innenseite der Rückenwand des Körpers mehr

seitlich ansetzen und in die äußeren Randpapillen ziehen. Ihre schräge Stellung macht sie ganz besonders geeignet, diese letzten energisch zurückzuziehen, und so die Öffnung des Haftapparates zu erweitern. Außerdem gehen noch einige wenige Parenchymmuskeln aus der Nähe des Haftapparates in die »öhrchenförmigen Anhänge« hinein. Ich habe sie bereits dort erwähnt und will noch sagen, daß diese Muskeln viel stärker sind, als alle andern Parenchymmuskeln der Tetracotyle.

Wir sehen also, daß der Haftapparat, trotzdem er das Hauptbefestigungsmittel des Tieres zu sein scheint, der Hauptsache nach nur eine Muskulatur besitzt, die, mit Ausnahme der sehr schwachen Ringmuskeln, danach angetan ist, sein Lumen zu erweitern, oder aber, wie die Muskulatur des Hautmuskelschlauchs gleichzeitig noch die Aufgabe hat, den Apparat in toto dem Munde zu nähern. Es will mir nun so scheinen, wie wenn die Papillen von Natur aus unter einem gewissen gegenseitigen Druck ständen, wofür auch der Umstand spricht, daß sie niemals vorgestreckt, sondern nur zurückgezogen werden können. Wenn sie dann nachher in ihre ursprüngliche Lage zurückkehren, so macht dies mehr den Eindruck des Zurückschnellens als einer durch Muskeln bewirkten Bewegung, auch ist bei langsam abgestorbenen Tieren der Haftapparat stets fest geschlossen. Dieser wird demnach vermöge seiner Tiefe wohl imstande sein, unterstützt von Mundsaugnapf, Bauchsaugnapf und »öhrchenförmigen Anhängen« eine vollkommen sichere Verankerung des Tieres im Darm des Wirtes herbeizuführen, nicht aber durch Druckreizungen dieses Gewebe zum Verfall oder zur Flüssigkeitsabscheidung veranlassen können.

Diesem Zweck scheint vielmehr die sehr umfangreiche Drüse zu dienen, die den Haftapparat in ganzer Länge umgibt. Sie erstreckt sich von der vorderen Öffnung des Organs bis zu seinem hinteren blinden Ende, welches sie umgreift. So lange der Haftapparat stollenförmig ist, ist sie wenig umfangreich, erst an der Stelle, wo sein Lumen zu einer kreisrunden abgeflachten Lichtung wird, nimmt sie an Ausdehnung zu (Fig. 18). Hier reicht sie schwanzwärts bis hinter das Vorderende der Harnblase, kopfwärts gelangt sie auf gleiche Höhe mit dem unteren Rande des Bauchsaugnapfes. Einen Ausführgang der Drüse konnte ich ebensowenig auffinden, wie einer der älteren Autoren. BRANDES, der auch vergeblich nach einem solchen gesucht hat, will bei einem geschlechtsreifen Tier am Grunde jeder Papille ein Secretreservoir gefunden haben, aus welchem nach der Spitze der Papillen zu dendritische Gänge nach außen führen sollen und gibt auch eine Abbildung von diesem Befund. Indessen hat er selbst wenig Vertrauen zu seiner Beobachtung

(die an schlecht konserviertem Material vorgenommen wurde), wie es scheint mit Recht, denn bei der vorliegenden Tetracotyle konnte ich weder ein Secretreservoir noch dendritische Ausführgänge bemerken. Ich fand die Papillen stets rein muskulös, wahrscheinlich ist übrigens, daß BRANDES durch Schrumpfungen des Hautmuskelschlauches getäuscht worden ist, der über den Papillen, wie schon erwähnt, dank der Muskulatur, eine nach der Spitze zu konvergierende Streifung besitzt. Es wäre auch nicht zu erwarten gewesen, daß die vorliegende Form auf den Papillen Drüsenausmündungsstellen haben sollte, da ja die Hauptmasse der Drüse gerade das papillenfremde blinde Ende des Haftapparates umgibt. Dies Verhalten macht es mir wahrscheinlich, daß eben die Enderweiterungen des Stollens selbst wie ein Secretreservoir wirkt, wenn einmal die Papillen um irgend einen Gewebsteil des Wirtes, vielleicht eine Darmzotte, fest geschlossen sind. Es würde dann bei jeder Bewegung der Papillen das flüssige Secret zwischen diese und den betreffenden Gewebsteil des Wirtes gelangen und durch den Druck der Papillen das Secret in innigste Berührung mit dem Gewebe gebracht werden.

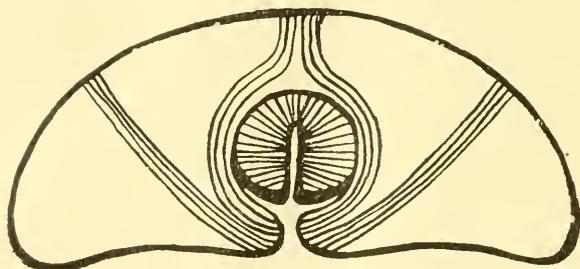
Wenn ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über den Haftapparat noch einmal kurz zusammenfassen darf, so tue ich das dahin: Die Papillen, welche zwar das Aussehen des Haftapparates unsrer Larve charakteristisch beeinflussen, sind für ihn selbst nur sekundärer Bedeutung. Vielleicht sind sie entstanden zu denken durch Sonderung aus einem saugnapfähnlichen Muskelring, bewirkt durch Muskelzug, wie er sich bei einigen Tetracotylen noch zu finden scheint. Der Erguß des Haftapparatdrüsensecretes erfolgt in die blinde Enderweiterung des Haftapparates, und dies Secret wird wahrscheinlich eine das Gewebe des Wirtes reizende Wirkung ausüben.

Saugnäpfe und Darm: Der Mundsaugnapf liegt im allgemeinen bauchwärts verschoben und ist in der Längsrichtung des Tieres ein wenig verlängert. Ungefähr die gleiche Größe hat der Bauchsaugnapf, der aber meist in der Längsachse der Larven schwach plattgedrückt ist.

Aus dem Parenchym treten nur wenige sehr schwache Muskeln an die Saugnäpfe heran, die für sich allein nicht imstande sind, die Saugnäpfe wirkungsvoll zu bewegen. Dementsprechend geschieht bei unsrer Larve die Bewegung der Saugnäpfe im allgemeinen nicht wie bei den übrigen Distomen direkt durch die Parenchymmuskulatur, sondern wird indirekt durch sie und den Hautmuskelschlauch

bewerkstelligt. Um zu verstehen, wie das möglich ist, müssen wir uns das Verhalten der Haut an den Saugnäpfen vergegenwärtigen.

Wir sahen, daß die Saugnäpfe für gewöhnlich in der Tiefe liegen, so daß ihre Stelle auf der Körperoberfläche nur durch eine rundliche Öffnung angedeutet wird. An dieser Stelle stülpt sich die Haut nach innen, so daß sie einen ringförmigen Wulst über dem Saugnapf bildet, schlägt sich eine Strecke weit ein, um dann umkehrend sich in die Höhlung der Saugnäpfe hineinzusenken.



Textfig. 1.

Schematischer Querschnitt durch den Bauchsaugnapf. (Die Parenchymmuskeln, die den Ringwulst über den Saugnapf zurückziehen.)

An der Umkehrstelle steht die Haut in engster Verbindung mit dem die Saugnäpfe gegen das Parenchym absetzende Blatt, welches dieselbe Struktur wie die Haut besitzt.

Wir sehen nun, daß Parenchymmuskulatur vom Rücken her mit starken Fasern in den Ringwulst über den Saugnäpfen eindringt. Diese Muskeln kommen zu einem Teil rechtwinkelig von der Partie der Rückenwand her, die direkt hinter dem Saugnapf liegt, so daß sie eine kurze Strecke weit parallel laufen, dann aber trennen sie sich und umgreifen den Saugnapf, um in dem Ringwulst über ihm sich anzusetzen. Ein anderer Teil ist etwa ebenso gestellt wie die der Erweiterung des Haftapparates dienenden Dorsoventralmuskeln, setzt also schräg hinter der Rückenwand an und zieht, indem er mit der Bauchfläche einen spitzen Winkel bildet, zu dem Ringwulst über dem Saugnapf. Der Zweck dieser Muskelgruppen ist aus der beistehenden schematischen Zeichnung ohne weiteres klar. Die rechtwinkelig aus der Rückenwand entspringenden Muskeln müssen bei der Kontraktion ebenso wie die schräg verlaufenden den Ringwulst über den Saugnäpfen vollkommen verstreichen machen und bei weiterer Kontraktion in Verbindung mit den übrigen Dorsoventralmuskeln des Vorderkörpers die Bauchfläche des Tieres seiner Rückenseite nähern, während der Saugnapf an seinem Platze verharret, also über die Körperfläche hervorragt. Ihre Bewegung nach vorn oder hinten

wird dann von der Längsmuskulatur besorgt, die sich ja im Innern der Saugnäpfe ansetzt. Es ist dies Verhalten der Saugnäpfe ein schöner Beweis dafür, daß sie modifizierte Teile des Hautmuskelschlauches sind.

Übrigens scheint das Vorstrecken des Haftapparates in ähnlicher Weise bewirkt zu werden, denn in den wenigen Fällen, wo ich das Organ in diesem Zustande sah, war die Aushöhlung der Ventralseite unsrer Tetracotyle größer als sonst.

Im Innern der Saugnäpfe ist besonders die äußere dunkle Cuticularschicht viel dünner als am Körper, auch färbt sie sich schwächer. Die Auskleidung des Mundsaugnapfes verlängert sich hinter ihm und erweitert sich zu einer gut entwickelten Pharyngealtasche, was durch die große Beweglichkeit des Mundsaugnapfes seine Erklärung findet. Hinter der Pharyngealtasche liegt der viel kleinere elliptische Pharynx, auf den ein verhältnismäßig kurzer, aber ziemlich weiter Oesophagus folgt, der in seiner Innenseite regelmäßig verlaufende Längsmuskulbündel trägt. Die Darmschenkel ziehen beiderseits in geringer Entfernung seitlich an Bauchsaugnapf und Haftapparat vorbei und endigen hinter der Harnblase, ganz am hintersten Körperpol. Kurz vor ihrem blinden Ende krümmen sie sich rechtwinkelig um, so daß man auf Längsschnitten das letzte Ende des Darmes stets quergetroffen findet (Fig. 18). Der Inhalt der Darmschenkel ist ziemlich voluminös und besteht aus der bekannten schwarzkörnigen Masse. Werden die Tiere gepreßt, so lassen sie mitunter den Darminhalt aus dem Mundsaugnapf wieder austreten. Am massenhaftesten ist dieser Inhalt in den etwas aufgetriebenen blinden Enden der Darmschenkel aufgehäuft.

Histologisch bietet der Verdauungstractus sehr wenig Interessantes, da die Tetracotyle wegen der Kleinheit ihrer Zellelemente zu histologischen Studien durchaus nicht geeignet ist, eine Eigenschaft, die sie ja mit manchen Distomen teilt.

Die Saugnäpfe bestehen aus fünf Schichten, deren erste von dünnen, parallel zur Hauptachse des Organs verlaufenden Längsmuskeln gebildet wird. Sie liegt gleich unter der die Innenseite des Saugnapfes auskleidenden Cuticula. Auf sie folgt eine aus regelmäßig gelagerten Muskelbündeln bestehende Ringmuskelschicht und weiterhin nach außen das Parenchym der Saugnäpfe. Wie das meist bei den Distomen der Fall ist, wird das Saugnapfparenchym fast ganz verdeckt durch die in ihm sehr stark entwickelte Radiärmuskulatur, auch sind unregelmäßige Längs- und Circulärmuskeln ihm eingelagert.

Nach außen vom Parenchym findet sich wieder eine Ringmuskelschicht, auf welche abermals eine Lage von regelmäßig angeordneter

Längsmuskulatur folgt. Das Saugnapfparenchym selbst scheint bedeutend kleinmaschiger zu sein, als das des Körpers. In ihm liegen die bekannten »großen Zellen« der Trematodensaugnäpfe, und zwar finden sie sich nur in den peripheren Partien dieser Organe, so daß in der Nähe ihrer inneren Auskleidung und ihrer bauchseitigen Öffnung keine derartigen Zellen mehr gefunden werden. Im allgemeinen sind die Kerne dieser Zellen größer als die der Parenchymzellen und besitzen zahlreiche stark färbbare Nucleoli. Mitunter sind sie nach der Ausbuchtung des Saugnapfes hin zugespitzt, doch ist im allgemeinen ihre Form sehr unregelmäßig.

Die auf den Mundsaugnapf folgende Pharyngealtasche besitzt auf ihrer Innenseite regelmäßig verlaufende Längsmuskelbündel. Zellen fand ich weder an noch in ihr. Am Pharynx selbst findet sich die gleiche Folge der Muskelschichten wie an den Saugnapfen. Im Gegensatz zu ihnen ist aber am vorderen Pharynxende die Ringmuskulatur so überaus stark entwickelt, daß sie die ganze übrige Muskulatur vollkommen zudeckt. Auch im Pharynx liegen die großen Zellen nicht sehr zahlreich in den peripheren Partien. Gegen das Körperparenchym wird der Pharynx durch eine Membran abgesetzt, welche dieselbe Struktur hat, wie die Körpereuticula, während die innere Auskleidung viel dünner ist und strukturlos zu sein scheint.

Sie nimmt auch nicht teil an der Bildung des kurzen Oesophagus, sondern dieser scheint allein mit der äußeren Pharynxbekleidung zusammenzuhängen. Er trägt innen eine aus regelmäßigen Bündeln bestehende Längsmuskelschicht, die nach außen — wenigstens kurz vor der Spaltung des Rohres in die beiden Darmschenkel — von einem sehr regelmäßigen Plattenepithel umkleidet wird. Außen legen sich an dieses noch einige wenige Zellen an, deren großer Kern in einer verhältnismäßig geringen Plasmamasse liegt und wieder zahlreiche Nucleolen besitzt.

Ein kurzes Stück weit setzt sich die Längsmuskelschicht in den Anfangsteil der Darmschenkel hinein fort, die selbst rein epithelialer Natur sind. Dies Epithel besteht aus vollkommen platten polygonalen Zellen, deren Kern aber keine Abflachung erlitten hat. Infolgedessen ragt er nur von einer geringen Plasmamenge bedeckt in die Lichtung des Darmrohres hinein vor und dient so der Oberflächenvergrößerung dieses Organs. In den Enderweiterungen der Darmschenkel werden die Zellen plasmareicher, und hier ist dann der ins Innere vorragende Kern von so viel Plasma umgeben, daß jede Zelle gewissermaßen eine Darmzotte bildet. Ringmuskulatur am Darm habe ich nicht auffinden können, und diese Einrichtung scheint für das Tier auch nicht

vonnöten zu sein, da die Darmschenkel aufs engste mit dem Parenchym verknüpft sind und der Darminhalt durch die Kontraktion der parenchymatischen Muskulatur allein fortbewegt werden kann.

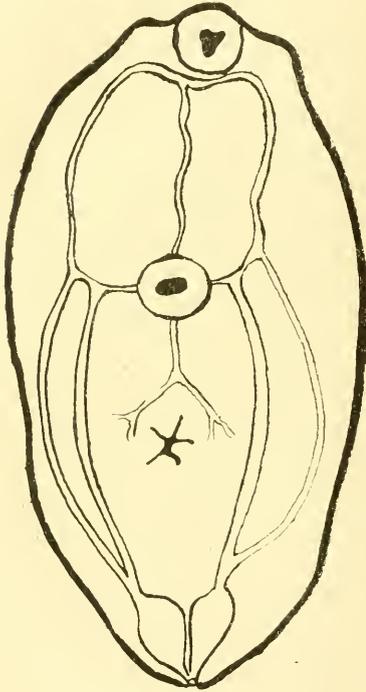
**Wassergefäßsystem.** Wie gesagt, fällt die zweigeteilte Harnblase durch ihre Größe und das starke Lichtbrechungsvermögen ihres Inhaltes gleich in die Augen. Ihre Lagerung im Schwanzanhang ist etwa so, daß ihre Längsachse ebenso wie die Längsachse des Schwanzanhangs mit der Fläche des Tieres einen Winkel von  $45^\circ$  bildet. Ihre beiden Hälften erreichen vorn den größten Durchmesser und verzüngen sich nach der Spitze des Schwanzanhangs zu. Die sie trennende Scheidewand ist bauchwärts vollkommen homogen, zellenlos und sehr dünn. Nach der Rückenseite zu aber wird das vorn einheitliche Blatt durch die Anlagen der Geschlechtsorgane (welche sich hier zwischen die Hälften der Harnblasen hineinzwängen) in zwei Blätter gespalten. Die Scheidewand zwischen beiden Hälften endet erst kurz vor ihrer Ausmündung, und auch in diesem Punkte unterscheidet sich unsre Tetracotyle von der durch FRAIPONT unter dem Namen *Dipl. volvens* beschriebenen Form, bei der beide Blasen auf eine weite Strecke hin miteinander in Verbindung standen.

Der Excretionsporus liegt, worauf ich schon hinwies, dorsalwärts verschoben; es wäre interessant, zu wissen, ob er diese Lage auch bei geschlechtsreifen Tieren beibehält. Ist dies der Fall, so läge auch hier ein Hinweis auf Verwandtschaftsbeziehungen zu den Ectoparasiten vor, bei denen nach BRAUN durchweg der Excretionsporus dorsal ausmündet.

Die Körperhaut geht ein Stück weit in die Excretionsöffnung hinein und mit ihr die Längsmuskulatur des Körpers. Im Parenchym liegen einige wenige Ringmuskeln, die unregelmäßig verteilt sind und in Gemeinschaft mit den schon bei der Hautmuskulatur erwähnten äußeren Circulärmuskeln den Sphincter darstellen. Angesichts der starken Füllung der Harnblasen erschien es wahrscheinlich, daß der Porus excretorius, wie dies für einige Distomenlarven bekannt ist, durch eine Membran verschlossen werde, allein ich habe einen derartigen Verschuß nicht auffinden können. Vermutlich wird die Flüssigkeit durch den Sphincter und den starken Druck des blasigen Gewebes, welches zwischen die einzelnen Teile hineingewuchert ist, in der Blase zurückgehalten. Denn wenn man das Tier außerhalb des Gehirns schwach preßt, so entleert es durch den Porus excretorius eine Menge stark lichtbrechender kleiner Kugeln, so daß die Harnblase bald leer

ist. In physiologischer Kochsalzlösung gehaltene Tiere entleeren die Harnblase stets freiwillig, ebenso wie Larven, welche im Brunnenwasser abstarben, und die gleiche Erscheinung zeigte sich bei Tieren, die in faulenden Gehirnen abstarben. Man kann also bei langsam abgestorbenen Tieren die Harnblase nicht mehr sehen, weil sie stets vollkommen entleert sind.

Die Hauptleitungsröhren des Wassergefäßsystems verlaufen bei unsrer Tetracotyle gerade so, wie dies v. NORDMANN und FRAIPONT



Textfig. 2.

Wassergefäßsystem (Hauptstämme).

für die von ihnen beschriebenen Tetracotylenformen angeben und abbilden: Aus der vorderen seitlichen Partie der Harnblasen entspringt seitlich links und rechts ein starker Stamm, der sich kurz nachher in zwei gleichdicke Äste spaltet. Diese verlaufen nach vorn, bis sie etwa auf der Höhe des Bauchsaugnapfes eine Queranastomose bilden. Aus dieser entspringt ein linker und ein rechter Stamm, die, abermals dem Seitenrande des Körpers parallel laufend, gleich hinter dem Mundsaugnapf durch ein dichtes Netz von Queranastomosen miteinander in Verbindung stehen. Zwei besonders stark entwickelte Stämme dieses Anastomosengeflechtes entspringen jederseits an der Stelle der Hauptstämme, die den »öhrchenförmigen Anhängen« entspricht, und laufen, miteinander einen stumpfen Winkel bildend, zur Mittellinie des Körpers, wo sie zusammentreffen.

Am Treffpunkt vereinigen sie sich zu einem in der Mediane nach rückwärts hinziehenden Stamm; er kreuzt die Queranastomose und löst sich erst in der hinteren Hälfte des Rumpfes kurz vor dem Haftapparat in Endverästelungen auf. Alle diese Hauptstämme geben zahlreiche Seitenäste ab, die wieder untereinander in Verbindung stehen, und zwar sind im allgemeinen die nach dem Körperande zu abgehenden Äste bedeutend stärker als diejenigen, welche nach der Mediane hinziehen, vermutlich deswegen, weil sie die Rückenseite zu versorgen

haben, während die hier geschilderten Stämme mehr bauchwärts gelagert sind.

Nur in dem Teil der Endverästelungen, welcher keine Concremente enthält, finden sich die Wimperflammen, welche im Verhältnis zur Kleinheit des Tieres sehr groß sind und ziemlich langsam und regelmäßig schlagen. Bei frisch aus dem Gehirn entnommenen Tieren sind sie im allgemeinen nicht tätig und erst nach einiger Zeit, besonders wenn man die Tetracotylen mäßig preßt, beginnen sie zu schlagen. — Übrigens scheint ihre Zahl im Schwanzanhang sehr gering zu sein.

Bei weitem der größere Teil der Endverästelungen wird von den einfach, doppelt oder dreifach kugeligen Concretionen eingenommen, die mitunter eine konzentrische Schichtung besitzen (Fig. 10). Diese Körper treiben die feinsten Endverästelungen am blinden Ende blasig auf, eine Erscheinung, die auch schon CLAPARÈDE beobachtete. Er konnte für die Concretionen der *T. volvens* und *T. clavata* den Nachweis nicht erbringen, daß sie aus Calciumkarbonat bestehen, während dieser Nachweis für die *T. rhachiaea* und *T. echinata* glückte. Auch für vorliegende Form möchte ich die Kalknatur der Concremente bestreiten. Diese lösen sich in Säuren zwar unter Aufbrausen, es wird sich also ziemlich sicher um ein Karbonat handeln, jedoch ergibt Oxalsäure keinen Niederschlag der Lösung von Calciumoxalatkristallen.

Die diesbezüglichen Versuche wurden in der Weise vorgenommen, daß ein Tier auf dem Objektträger über dem Bunsenbrenner geglüht und dann mit einem Tropfen verdünnter Salz- oder Salpetersäure behandelt wurde. Hierbei lösten sich die Concremente unter Aufbrausen. Brachte ich nun in die Lösung einen Tropfen Oxalsäure, so erhielt ich niemals einen Niederschlag von Calciumoxalat, ebenfalls ein negatives Resultat ergab die Prüfung auf Magnesium mit Natriumphosphatlösung und Ammoniak, die in gleicher Weise vorgenommen wurde.

Überhaupt scheint es sich im vorliegenden Falle um ein in Wasser ziemlich leicht lösliches Karbonat zu handeln, denn die Körner verschwinden — was im CLAPARÈDESCHEN Bericht nicht erwähnt wird — auch von selbst beim Absterben des Wurmes. Beobachtet man die Körner kurz vor dem Absterben eines gepreßten Tieres, so sieht man häufig, wie sie in den Endblasen schwach hin und her vibrieren. Hierbei werden sie sehr langsam kleiner. Der Raum zwischen ihrer Circumferenz und der Wand des Bläschens wird immer größer, und nach mehreren Stunden verschwindet, wenn die Larve nicht vorher zerquetscht wird, das Korn vollkommen. Im gleichen Augenblick wird gewöhnlich auch das Wassergefäßsystem unsichtbar, so daß man am toten Tier

weder dieses noch die Concremente finden kann. Zerquetscht man eine Larve durch Druck auf das Deckglas, so findet man, daß alle Körner in mehrere Stücke zertrümmert sind, was beweist, daß sie aus einer sehr spröden Substanz bestehen<sup>1</sup>.

Die histologischen Verhältnisse bieten auch beim Wassergefäßsystem wenig Interessantes. Die Wand der Harnblasen ist hell und sehr schwer färbbar. Sie besteht aus zahlreichen gerade noch mikroskopisch erkennbaren Feldern. Mit der Struktur der Cuticula, die ja auch im Aufblick das Bild einer zierlichen Felderung bietet, läßt sich der Bau dieser Wand indes nicht vergleichen, denn die Felder sind weder gleich groß, noch auch ebenmäßig gebaut, sondern es handelt sich um eine vollkommen unregelmäßige Strukturierung, die wahrscheinlich auf einen echt wabigen Bau dieser Membran zurückzuführen sein dürfte. Bauchwärts liegen die Wände der Blasen, wie wir sahen,

<sup>1</sup> Anfangs glaubte ich, das Vibrieren der Concremente werde herbeigeführt durch Wimpern, welche die Innenseite der Bläschen auskleideten, zumal ich manchmal zwischen Korn und Bläschenwand eine flimmernde Bewegung zu sehen glaubte, die auf Wimpern hindeuten schien. Nach eingehender Beobachtung dieser interessanten Verhältnisse bin ich aber zu der Ansicht gekommen, daß diese Bewegung ebensowenig wie das Vibrieren der Körner auf Wimpern zurückzuführen ist, sondern daß diese Erscheinung ihren Grund in Diffusionsströmen habe, die auf folgende Weise entstehen dürften: Da die Concremente vermutlich aus einem leicht wasserlöslichen Karbonat bestehen, so dürfte der Inhalt der Wassergefäße eine konzentrierte Lösung dieses Karbonates darstellen. Die Gefäße sind nun aufs äußerste angefüllt, so daß sie unmöglich mehr Flüssigkeit aufnehmen können. Deshalb sind denn auch bei frisch aus dem Hirn entnommenen Tieren die Wimperflammen stets nicht tätig. Sobald aber die Tetracotylen unter dem Druck des Deckglases oder auch freiwillig ihre Harnblasen zum Teil entleert haben und dadurch die Spannung der Wand aufgehoben ist, kann das Wassergefäßsystem wieder Flüssigkeit aufnehmen, und es kommt deswegen der bedeutende endosmotische Druck der im Gefäßsystem befindlichen Lösung wieder zur Geltung, der Wasser aus dem Körper ins Gefäßsystem hineinzieht, wodurch die Erscheinung des Wimperns besonders in der Nähe der Endblasen hervorgerufen wird. Für diese Annahme scheint auch der Umstand zu sprechen, daß ich häufig bei schwach gepreßten Tieren in der Nähe von Endblasen des Wassergefäßsystems kleine Wasserblasen sich bilden sah (Fig. 10 *wb*). Gelangt aber nun neues Wasser in die Gefäße, so wird aus der gesättigten Lösung, welche sie bisher enthielten, eine ungesättigte, und das in den Concrementen noch aufgespeicherte Karbonat löst sich so lange, bis die Lösung wieder gesättigt ist, wobei die Concremente hin- und hergedreht werden können. Mit dieser Annahme ist gleichzeitig auch eine Erklärung für das freiwillige Verschwinden der Concremente bei langsam absterbenden Tieren gegeben, da ja auch diese wie wir sahen, ihre Blasen immer freiwillig nach einiger Zeit entleeren. Die Todesursache der Larven wäre dann in dem enormen Wasserverlust der Gewebe zu sehen.

dicht aneinander. Hier schließen sie niemals Kerne in sich, so daß die Scheidewand ventralwärts vollkommen hell erscheint. Auch an der äußeren Circumferenz der Blasen sah ich niemals Kerne, von denen ich mit Bestimmtheit hätte sagen können, daß sie zur Blase in Beziehung ständen, ebensowenig ließ sich eine Ringmuskulatur an den Blasen nachweisen. Dafür aber sind sie reichlich mit einer starken Parenchymmuskulatur versehen, welche an ihrer Wand ansetzt, und es ist mir wahrscheinlich, daß die Blasen hauptsächlich durch die Wirkung dieser Muskeln entleert werden.

Dieselbe Struktur wie die Blasen besitzt die Wand der Hauptstämme des Wassergefäßsystems. Auch hier fällt sogleich die zarte unregelmäßige Felderung der hellen Membran auf. Sie zeigt ebenso wie die der Blasen, sich nach innen zu vollkommen glatt, nach außen fein dunkel gekörnt, während sie von Kernen oder Andeutungen von solchen vollkommen frei erscheinen. Auch in ihrer Nähe konnte ich keine Zellen auffinden, die etwa mit der Membran in Verbindung gestanden hätten, ebensowenig wie den Blasen kommt den Stämmen eine Ringmuskulatur zu, und da ich auch kein Flimmern in ihnen feststellen konnte, so muß auch hier die Parenchymmuskulatur für die Fortbewegung des Inhalts der Röhren verantwortlich gemacht werden. Die Wimperflammen, die ja nicht besonders zahlreich sind, zeigen eine ansehnliche Größe und bewegen sich verhältnismäßig langsam, so daß man ihre wellenförmige Bewegung, die von der Basis nach der Spitze verläuft, sehr gut beobachten kann.

Nervensystem. Ebenso wie der Hautmuskelschlauch und das Wassergefäßsystem trägt auch das Nervensystem in seinem Bau der Sonderung des Körpers in Rumpf und Schwanzanhang Rechnung. Der Rumpf ist natürlich viel stärker mit Nerven ausgerüstet als der Schwanzanhang, da er ja die Anheftung, Ernährung und Bewegung des Tieres vermittelt, während der Schwanzanhang nur Träger der Geschlechtsorgane ist.

BRAUN klagt über die Spärlichkeit der Nachrichten betreffs des Nervensystems der Holostomiden, und mit Recht! POIRIER z. B. erwähnt es gar nicht, und auch BRANDES tut nur in aller Kürze des Nervensystems Erwähnung. Diese Mangelhaftigkeit unsrer Kenntnisse des Holostomidennervensystems hat ihren Grund darin, daß in neuerer Zeit nur geschlechtsreife Tiere eingehender untersucht wurden, deren Größe und Körperdicke das Auffinden des so komplizierten Nervensystems sehr erschweren.

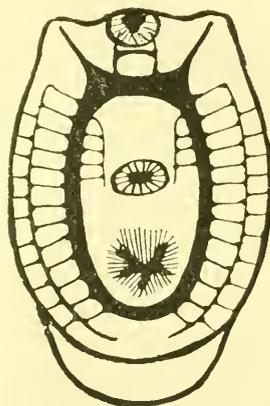
Allerdings ist es auch bei der vorliegenden Tetracotyle unmöglich, das Nervensystem in toto zur Anschauung zu bringen. Bei der intravitalen Färbung mit Methylenblau oder Bismarckbraun kann nicht viel herauskommen, weil die im Wassergefäß liegenden Körnchen den Einblick in die innere Organisation des Tieres verhindern. Auch sterben die Tetracotylen selbst in ganz verdünnten Kochsalzlösungen dieser Farbstoffe schon nach wenigen Stunden ab. Ebensowenig ergab die Färbung der fixierten Larven mit Seifenmethylenblau zufriedenstellende Resultate. Dafür erhält man aber an etwas schrägen Horizontalschnitten mitunter einen guten Überblick über das Nervensystem des Tieres. Derartige Schnitte liegen den Angaben und der schematischen Zeichnung zugrunde. Bei diesen Schnitten ist man vollkommen vom Zufall abhängig, denn eine willkürliche Orientierung des Objekts beim Schneiden zwecks Darstellung des Nervensystems scheidet an der Verschiedenheit des Kontraktionszustandes der einzelnen Tiere. Sobald sich dieser nur im geringsten ändert, verschieben sich nämlich die einzelnen Stränge des Nervensystems gegeneinander.

Die beiden Hirnganglien liegen der Mitte, oft auch dem hinteren Teil des Pharynx seitlich an, unterscheiden sich also hierin von denen der meisten übrigen Distomen, bei denen nach BRAUN die Ganglien zwischen Mundsaugnapf und Pharynx gelagert sind. Im vorliegenden Fall stellen diese Ganglien zwei nach der Bauchseite hin spitze keilförmige Körper dar, welche bis zum hinteren Ende des Pharynx reichen und dorsal von ihm durch eine ziemlich dünne, blattartige, breite Commissur in Verbindung stehen, so daß die Ganglien mit der Commissur einen auf dem Querschnitt hufeisenförmigen Körper bilden. Nach hinten geben sie zwei Längsnerven von großer Stärke ab. Diese verlaufen ventralwärts von den Darmschenkeln, welche sie bald kreuzen, um an ihrer Innenseite weiterziehend hinter dem Haftapparat ineinander überzugehen, so, daß sie also einen, auf die inneren Körperpartien beschränkten elliptischen Ring zwischen Pharynx und Haftapparat bilden, der vorn durch die Ganglien und ihre Commissur geschlossen wird. Dieser Ring verläuft fast dicht unter der Bauchdecke und hat die Form eines Bandes, dessen größte Ausdehnung in der Querachse des Tieres liegt, zu der das Band etwas schräg gestellt ist, also so, daß die Öffnung des Ringes nach der Bauchseite zu kleiner ist als nach dem Rücken hin. Dieser bandartige Ring ist überall gleich dick. Er dürfte den Hauptnervensträngen der übrigen Distomen entsprechen. Von den mehr rückwärts gelegenen Partien der Hirnganglien gehen die Nerven ab für die »öhrchenförmigen Anhänge«. Es verlaufen diese

übrigens sehr starken Nervenstränge vollkommen gerade bis in die Anhänge hinein, an deren Spitze sie pinselartig in zahlreiche Fasern zu zerfallen scheinen. Die Stärke dieser Nerven ist ein schlagender Beweis für die Tastfunktion der »öhrchenförmigen Anhänge«. Ein zweites Nervenpaar, je ein linker und rechter Nerv, geht von dem weiter medianwärts gelegenen Teil der Ganglien vielleicht sogar von ihrer Commissur zum Mundsaugnapf, jedoch sind diese Nerven viel schwächer als die der »öhrchenförmigen Anhänge«. Vor ihrem Eintritt in den Mundsaugnapf stehen sie wahrscheinlich durch eine dorsale Commissur miteinander in Verbindung.

Ein dritter, wieder stärkerer Nerv, entspringt seitlich links und rechts an der Stelle, wo Hauptring und Hirnganglien ineinander übergehen und verläuft ein kurzes Stück weit schräg nach vorn, um dann, in der Nähe des Körperandes plötzlich, dünner werdend, nach hinten umzubiegen. Da der Körperand für gewöhnlich etwas nach innen gekrümmt ist, so liegt dieser Außenstrang nicht in einer Ebene mit dem Nervenring, sondern meist ventral von ihm. Seine Lage hängt aber vollkommen von dem Kontraktionszustand des Tieres ab, weshalb es denn auch unmöglich ist, willkürlich eine Tetracotyle so zu orientieren, daß Hauptring und Außenstrang von einem Schnitt gleichzeitig getroffen werden.

Der Außenstrang zieht in geringer Entfernung vom Körperande parallel an diesem entlang, ob er sich aber in den Schwanzanhang hinein begibt oder auch am Hinterende des Rumpfes ringförmig geschlossen ist, konnte ich nicht feststellen, denn ich habe sein Ende niemals auffinden können, weil die Verhältnisse zu fein sind. Jedenfalls steht der Außenstrang im Rumpfe durch zahlreiche, regelmäßig angeordnete Querstämmen mit dem Hauptnervenring in Verbindung. Diese Querstämmen, scheinbar zwölf an der Zahl, verlaufen schnurgerade vom Hauptring zum Außenstrange, dem sie an Dicke ungefähr gleichkommen, sowohl an ihrer Austrittsstelle aus dem Hauptring, als auch an ihrer Einmündungsstelle in den Außenstrang schwellen sie zu kleinen Knötchen an. Der Außenstrang seinerseits gibt abermals nach außen hin Quernerven ab, deren Austrittsstellen ebenfalls gangliös verdickt sind und mit den Eintrittsstellen der Commissuren, zwischen



Textfig. 3.

Nervensystem (schematisch).

Ringnerv und Außenstrang regelmäßig alternieren. Diese Quernerven scheinen den Rücken des Tieres zu umgreifen und an der andern Seite wieder in den Außenstrang einzumünden, so daß wir es also wahrscheinlich mit Schlingen zu tun haben. Der Ringnerv gibt nun nicht nur nach außen Nerven ab, sondern scheint auch einen Innenstrang links und rechts in das von ihm umschlossene Feld zu senden. Es schien mir nämlich oft, wie wenn sich ein wenig unterhalb der Ganglien links und rechts vom Hauptring je ein zarter Nerv abzweigte, der in die Nähe des Bauchsaugnapses lief. Auf seinem Verlauf wird er aber so fein, daß er sich nur etwa bis zum Bauchsaugnapp verfolgen läßt, dessen Innervierung er zu besorgen scheint. Auch er steht mit dem Hauptring während seines Verlaufs durch regelmäßige, an den Ein- und Austrittsstellen gangliös verdickte Commissuren in Verbindung, die abermals mit den Commissuren zwischen Haupt- und Außenstrang alternieren. Nach hinten, in der Nähe des Haftapparates, gibt der Hauptring noch zahlreiche konzentrisch nach dem Lumen des Haftapparates zu verlaufende Nerven ab, die aber sehr fein sind und sich nur eine kurze Strecke weit verfolgen lassen.

Was die Innervierung des Schwanzanhanges angeht, so ist sie scheinbar sehr schwach, und es ist wahrscheinlich, daß die dort vorkommenden, gewiß sehr dünnen Nerven von dem Außenstrang geliefert werden.

Der hier geschilderte Bau des Nervensystems erinnert in auffallender Weise an das Nervensystem des *Tristomum molae*, wie es LANG beschreibt und abbildet. Wenn wir von der durch die gewaltige Ausdehnung der Haftscheibe bedingten Spezialisierung des Nervensystems hier absehen, haben wir bei diesem Ectoparasiten im übrigen ungefähr das gleiche Nervensystem wie bei unsrer Tetracotyle, nämlich einen vom Gehirn ausgehenden kräftigen ringförmigen Hauptstamm, dem ein schwächerer, ebenfalls ringförmiger Außenstrang parallel läuft und von dem nach innen zu ein etwa bis in die Körpermitte reichender Innenstrang ausgeht. Ebenso wie bei der Tetracotyle stehen alle diese Stämme durch Quercommissuren miteinander in Verbindung. Auch bilden die zum Munde gehenden Hirnnerven kurz nach ihrem Austritt aus den Ganglien eine Commissur, ebenso wie die Nerven der beiden Mundsaugnäpfe analog den Nerven der »öhrenförmigen Anhänge« unsrer Larve vollkommen gerade in die beiden vorderen Mundsaugnäpfe verlaufen. Ein Unterschied von ihr ist darin gegeben, daß die Commissuren zwischen Haupt-, Innen- und Außenstrang sowie die vom Außenstrang nach dem Körperende zugehenden Nervenschlingen an ihren Aus- und Eintrittsstellen nicht verdickt sind, und

daß die einander entsprechenden Quernerven alle in einer Bogenlinie liegen. Jedoch sind diese Abweichungen von untergeordneter Bedeutung gegenüber der Übereinstimmung in den Hauptzügen. Diese Übereinstimmung muß um so mehr auffallen, als das *Tristomum molae* ein Parasit ist, der nach LANG »noch mit einem Fuß in der freien Lebensweise drinsteckt«, dessen animalische Fähigkeiten mehr in Anspruch genommen werden, »als bei seinen übrigen Verwandten«. Auch hier scheinen die Verhältnisse des Nervensystems unsrer Tetracotylen auf eine nähere Verwandtschaft mit dem ectoparasitischen Trematoden hinzuweisen. Betrachtet man die Organisation der Tetracotyle von diesem Gesichtspunkt aus, so erscheint das hochentwickelte Nervensystem ebenso wie das starke Anheftungsorgan, ebenso wie die »öhrchenförmigen Anhänge« als ein Überbleibsel aus der Zeit, wo dies Tier und seine nahen Verwandten noch nicht zum Entoparasitismus übergegangen waren. Nachdem wir nun sahen, daß am Haftapparat diejenige Muskulatur, welche der Befestigung hauptsächlich dient, also die Ringmuskulatur reduziert wurde; daß die »öhrchenförmigen Anhänge« in ihrer Saugnapfwirkung geschwächt wurden, so drängt sich uns die Frage auf, welche Veränderungen hat der Entoparasitismus am Nervensystem unsrer Tetracotyle hervorgebracht? Ein Vergleich der beiden Abbildungen gibt uns sofort die Antwort: Von der riesigen Innervierung des Haftorgans beim *Tristomum* finden sich bei unsrer Larve nur noch einige bedeutend schwächere Nervenstränge am Haftapparat vor, da ja das Anheftungsbedürfnis bei weitem nicht so groß ist, wie bei den Ectoparasiten. Ferner ist das Bedürfnis nach Schnelligkeit und Präzision der Bewegung bei einem Entoparasiten bedeutend geringer, und so finden wir, daß der Außenstrang und die Commissuren im Verhältnis zum Hauptring bedeutend zarter sind, als beim *Tristomum*; während andererseits die »öhrchenförmigen Anhänge«, die ja entsprechend der veränderten Lebensweise des Tieres ihre Funktion geändert haben, noch ebenso stark, wenn nicht stärker innerviert sind, wie beim *Tristomum*.

Was die Histologie des Nervensystems anbelangt, so kann ich mich darüber kurz fassen, da die Kleinheit seiner Elemente die histologische Untersuchung vereitelt. Ich will hier nur sagen, daß sowohl die Ganglien, als auch die von ihnen ausgehenden Stränge und die Commissuren zwischen diesen Strängen alle den bekannten spongiösen Bau zeigen, den LANG für das *Tristomum molae* beschreibt, und der ja überhaupt für die Trematoden charakteristisch ist. Sie bestehen aus unendlich feinen, vielfach gewundenen und miteinander verschlungenen

Fasern. In den Strängen selbst sowie in den Ganglien finden sich niemals Zellen vor, und es ist nicht zu entscheiden, welche von den außen anlagernden Kernen in Beziehung zum Nervensystem stehen, da das ganze Geflecht aufs engste mit dem Parenchym zusammenhängt, in welches es eingebettet ist.

Anlage der Geschlechtsorgane. Zur Vervollständigung der anatomischen Schilderung unsrer Tetracotyle will ich noch bemerken, daß man an ihr auch schon deutlich eine gewisse Sonderung in den Anlagen der Geschlechtsorgane bemerken kann. Diese Anlagen liegen im Schwanzanhang nach dorsalwärts von der Harnblase, und zwar im vorderen geräumigeren Teil (Fig. 18 G). Hier finden sich drei scharf voneinander gesonderte Zellpakete vor. Diese Pakete sind ungefähr symmetrisch angeordnet, und zwar so, daß je ein längsovales links und rechts liegt, während ein mittleres kleines, fast kugeliges sich in die die Harnblase trennende Scheidewand vom Rücken her hineingezwängt hat. Das rechte der beiden seitlichen Pakete ist meist ein wenig größer als das linke.

Die Zellen dieser Pakete sind sehr groß, polyedrisch, und ihr ziemlich reichliches Plasma ist nur wenig granuliert. Der Kern liegt ungefähr central und färbt sich nicht sehr distinkt. Jedes der Pakete wird von einer besonderen Membran umgeben, die sich nur schwach färben läßt. Am besten bringt man sie zur Anschauung mit der Hämatoxylin-Kaliumchromatmethode. Sie erscheint dann schwärzlich und ganz fein gekörnt.

Parenchym. Zum Schlusse bleibt uns noch übrig, einen Blick auf die parenchymatischen Verhältnisse unsrer Tetracotyle zu werfen. Ihr Parenchym besteht, wie das Parenchym aller Distomen aus ganz gleichartigen Zellen. Looss unterscheidet nun zwei Modifikationen des Parenchyms: einmal eine fester gefügte, welche hauptsächlich den ectoparasitischen Trematoden zukommt, ferner eine lockere, bei der die Blasen Zellen des Parenchyms viel reicher vacuolisiert seien. Diese Modifikation komme hauptsächlich den Entoparasiten zu. Wenn wir uns diese Auffassung zu eigen machen, so würde das Parenchym unsrer Larve unbedingt unter die erste Modifikation zu rechnen sein, und auch dies ist wieder ein Umstand, der auf die Verwandtschaft unsrer Tetracotyle zu den Ectoparasiten hinzuweisen scheint.

Am Rande ist das Parenchym bedeutend feinfaseriger und auch kernreicher als im Körperinnern. Hier besteht es aus großen Zellen, die denen der Pflanzen ähnlich sind und zahlreiche blasige Vacuolen

besitzen. Diese Vacuolisierung ist der Grund dafür, das nirgends Zellränder bzw. Zellgrenzen zu sehen sind. Die Bindegewebsmaschen selbst bestehen aus einer hyalinen Grundsubstanz, die indes durch zahlreiche kleinste Vacuolen, die ihr eingelagert sind, den Eindruck eines feinen Schaumes erwecken. In ihr finden sich auch feine Granulationen und bisweilen zarte, etwas stärker gefärbte Faserzüge. Der Kern liegt in den Parenchymzellen natürlich stets exzentrisch, da er ja durch die Vacuolisierung nach dem Zellrande hingedrängt wird.

Im Rumpf ist die parenchymatische Muskulatur sehr stark entwickelt — scheinbar auch noch ein Überbleibsel aus der Zeit des Ectoparasitismus —, und zwar gelangt nicht nur dorsoventrale Muskulatur, sondern auch Längsmuskulatur zur Ausbildung, wenn die letzte auch viel weniger gut entwickelt ist. Den Dorsoventralmuskeln liegen ihre Myoblasten reihenweise auf. Diese sind schwach spindelförmig und so gelagert, daß ihre Längsachse in die Richtung des Muskels eingestellt ist. Die Muskelzelle selbst ist gewöhnlich nur schwach färbbar und scheint aus einer vollkommen hyalinen Substanz zu bestehen, die frei von allen Einlagerungen ist. Ganz anders als die Dorsoventralmuskeln verhalten sich die wenigen Längsmuskeln, die vom Haftapparat zu den »öhrenförmigen Anhängen« ziehen. Ihnen sitzen die Myoblasten stets außen an, und zwar so, daß sie als flaschenförmige Gebilde mit dem spitzen Ende gegen den Muskel einen rechten Winkel bilden. Für diese Muskeln erhielt ich also dasselbe Bild, welches die Parenchymmuskeln aller von BETTENDORF untersuchten Trematoden darboten.

Im Parenchym liegen wieder die rätselhaften »großen Zellen« der Trematoden, die aber im vorliegenden Fall den »großen Zellen« der Saugnäpfe durchaus nicht ähneln. Es sind große Zellen, deren Kern meist etwas exzentrisch liegt, während das ihnen reichlich zukommende Protoplasma überaus große Vorliebe für Farbstoffe hat und im Gegensatz zu dem der übrigen Zellen immer sehr stark gefärbt ist. Diese Erscheinung hat ihren Grund wohl darin, daß das Plasma der »großen Zellen« vollkommen kompakt ist und nicht die geringste Neigung zur Vacuolisierung zeigt. Es umschließt als sehr fein granuliert Masse den nicht besonders großen Kern. Die Form der Zellen ist unregelmäßig, doch meist annähernd spindel- oder flaschenförmig, und oft sind ihre Enden lang ausgezogen; im allgemeinen verläuft ihre Längsachse parallel zur Querachse der Tetracotyle. Häufig sieht man auch, daß sich mehrere solcher Zellen, die dicht benachbart liegen, gegeneinander polyedrisch abgeflacht haben. Das Merkwürdigste aber ist ihre Lagerung im Körper: sie kommen nur dorsal vom Bauchsaugnapf und

kopfwärts von ihm in der dem Rücken genäherten Partie des Parenchyms vor, und eben diese Lagerung ist es, die mich hindert, sie glattweg als Myoblasten zu bezeichnen, denn sonst müßten sie ja auch in der Nähe des Mundsaugnapfes und des Haftapparates gefunden werden, da ja doch die Parenchymmuskulatur ebenso reichlich bzw. noch reichlicher ist, als am Bauchsaugnapf; allein in der Nähe dieser Organe kommen die großen Zellen niemals vor. Da ich auch nie Fortsätze an ihnen gefunden habe, die bis an die Cuticula reichten, und auch keinen engen Zusammenhang mit dem Parenchym feststellen konnte, so befinde ich mich über ihre Verrichtung vollkommen im unklaren.

München, im Juni 1909.

### Literaturverzeichnis.

- RUDOLPHI, Entozoorum synopsis. Berol. 1819.  
 v. NORDMANN, Mikrographische Beiträge. Berlin 1832.  
 HENLE, Über Dipl. rachiacum in FRORIEPS Notizen. Bd. XXXVIII. 1833.  
 JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berl. 1840.  
 STEENSTRUP, Über den Generationswechsel (Übers. LORENZEN). Kopenhagen 1842.  
 v. SIEBOLD, Bericht über die Leistungen im Gebiete der Helminthologie für 1842. Arch. f. Naturgesch. 1843. Bd. II.  
 SCHOMBURGK: In FRORIEPS Notizen. Bd. XXX. Nr. 9 (Nr. 647). Mai 1844.  
 GURLT, Verzeichnis der Tiere, bei denen Trematoden gefunden worden sind. Arch. f. Naturgesch. XI. Bd. I. 1845.  
 DIESING, Systema helminthum. Vindob. 1850.  
 LEYDIG, Zoologische Notizen II. Helminthologisches. Diese Zeitschr. 1853.  
 DE FILIPPI, Mémoire pour servir à l'Histoire génétique des Trém. Mém. d. R. Acad. d. sciences de Torino. 2. Série Tome XV. 1854.  
 — Deuxième Mémoire p. servir etc. ibidem Tom. XVI, 1855 et Annal. d. sciences nat. Tom. III. 1855.  
 DIESING, 19 Arten v. Trem. Denkschr. der Kais. Akad. d. Wissensch. math.-nat. Klasse IX. Wien 1855.  
 MOULINIÉ, De la reproduction chez les Trém. endopars. Mém. de l'Institut genévois. T. III. 1856.  
 WEDL, Anatomische Beobachtungen über Trematoden. Sitzungsberichte der math.-nat. Kl. d. K. Akad. der Wissensch. Bd. XXVI. 1858.  
 CLAPARÈDE, Über die Kalkkörperchen der Trematoden und die Gattung Tetracotyle. Diese Zeitschr. Bd. IX. 1857.  
 PAGENSTECHER, Trematodenlarven und Trematoden. Helminthologischer Beitrag. Heidelberg 1857.  
 DIESING, Sitzungsberichte der mathemat.-naturw. Kl. der A. d. Wiss.: Revision der Myzhelminthen. Bd. XXXII. Wien 1858.

- LEUCKART, Bericht über die Leistungen in der Naturgesch. der niederen Tiere für 1858. Arch. f. Naturgesch. XXV. Bd. II. 1859.
- WALDENBURG, De structura et origine eystidum verminosarum. Diss. Berol. 1860.
- WEDL, Über die Helminthenfauna Ägyptens. Sitzungsber. der math.-nat. Kl. der Akad. der Wissensch. 1861. Wien. Bd. XLVI.
- RATZEL, Beschreibung einiger neuer Parasiten. Arch. f. Naturgesch. 1868. 34. Jahrg. I.
- v. LINSTOW, Beob. an neuen und bekannten Helminthen. Arch. f. Naturgesch. XLI. Bd. I. 1875.
- Helminthologische Beobachtungen. Ibid. 42. Jahrg. I. 1876.
- Enthelminthologia. Ibid. XLIII. Bd. I. 1877.
- Neue Beobachtungen an Helminthen. Ibid. XLIV. Bd. I. 1878.
- Kompendium der Helminthologie. Hannover 1878.
- LANG, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelm. II: Über das Nervensystem der Trematoden. (Neapeler Berichte.) Bd. II. 1880.
- FRAIPONT, Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes (deuxième partie). Arch. de Biologie. T. II. Gand 1881.
- ERCOLANI, Dell' adattamento delle specie all ambiente, nuove ricerche sulla storia generica dei Trematodi. Mem. Accad. R. science istit. Boulogna. 4. Ser. T. II. 1881.
- v. LINSTOW, Beobachtungen an bekannten und neuen Trematoden. Arch. f. Naturgesch. LI. Bd. I. 1885.
- POIRIER, Sur les Diplostomidae. Arch. de Zool. expér. et générale. II. série. IV. 1886.
- BRANDES, Die Familie der Holostomeae. Inaug.-Diss. Leipzig 1888.
- BRAUN, Über die Lage des Exeretionsporus bei ectoparas. Trematoden. Zool. Anz. XI. 1889.
- BRANDES, Die Familie der Holostomiden. Zool. Jahrb. (Abt. für Systematik). V. 1890.
- v. LINSTOW, Beitrag zur Kenntnis der Vogeltänien nebst Bemerkungen über neue und bekannte Helminthen. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. 1890.
- BRAUN, Trematoden. In: BRONNS Klassen und Ordnungen. 1892.
- WALTHER, Untersuchungen über den Bau der Tremat. Diese Zeitschr. 1893.
- BRAUN, Zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden. Zool. Anz. XVII. Jahrg. 1894.
- LOOSS, Die Distomen unsrer Fische und Frösche. Stuttg. 1894.
- ROTH, Über Paras. des Fischeauges. Natur und Haus. 1904.
- STAFFORT, Trematodes from Canadian fishes. Zool. Anz. XXVII.

## Erklärung der Abbildungen.

## Allgemeine Bezeichnungen:

<i>Ms</i> , Mundsaugnapf;	<i>LM</i> , Längsmuskulatur;
<i>An</i> , öhrchenförmige Anhänge;	<i>D</i> , Darm;
<i>Bs</i> , Bauchsaugnapf;	<i>N</i> , Hauptnervenstrang;
<i>H</i> , Haftapparat;	<i>dr</i> , Drüse;
<i>Bl</i> , Blase;	<i>Pm</i> , Parenchymmuskeln;
<i>Pe</i> , Porus excretorius;	<i>gr.Z</i> , große Zellen;
<i>Hi</i> , Gehirn;	<i>My</i> , Myoblasten.
<i>P</i> , Pharynx;	<i>wb</i> , Wasserblasen;

*G*, Anlagen der Geschlechtsorgane.

## Tafel XVII.

Fig. 1. Gesundes Hirn von *Phoxinus laevis*.

Fig. 2. Infiziertes Hirn von *Phoxinus laevis*. Die Tetracotylen finden sich besonders zahlreich im vierten Ventrikel, dessen Decke bruchsackartig vorgestülpt ist (*a*).

Fig. 3. Die Rückenmuskulatur der Tetracotyle.

Fig. 4. Bauchseitige Muskulatur der Tetracotyle. Die von den öhrchenförmigen Anhängen dorsal zum Haftapparat ziehenden Muskelfasern sind der Deutlichkeit wegen fortgelassen.

Fig. 5, 6, 7. Lebende Tetracotyle.

Fig. 8. Absterbendes Tier. Haftapparat und öhrchenförmige Anhänge sind weit vorgestreckt.

Fig. 9. In physiologischer Kochsalzlösung langsam abgestorbene Tetracotyle.

Fig. 10. Endverästelung des Wassergefäßsystems. In den blasigen Enden kugelige Concremente. *e*, blasige Erweiterung; *c*, Concretionen.

Fig. 11—13. Querschnitt durch eine Tetracotyle. Fig. 11 durch den Pharynx, um das Gehirn zu zeigen. Fig. 12 durch den Bauchsaugnapf. Fig. 13 Haftapparat.

Fig. 14—17. Cuticula. Fig. 14—16 im Aufblick. Fig. 14 bei hoher, Fig. 15 bei mittlerer, Fig. 16 bei tiefer Tubuseinstellung. Fig. 17 im Profil.

Fig. 18. Längsschnitt durch eine Larve.

# Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien.

## I.

### Tricladen.

Von

**Annie Weiss, cand. phil.**

(Aus dem zool.-zootomischen Institute der Universität Graz.)

Mit Tafel XVIII—XXI und 1 Figur im Text.

### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Exterieurbeschreibungen . . . . .	543
<i>Planaria hoernesii</i> n. sp. . . . .	543
<i>Planaria striata</i> n. sp. . . . .	544
<i>Planaria graffi</i> n. sp. . . . .	544
<i>Planaria böhmigi</i> n. sp. . . . .	545
<i>Planaria pinguis</i> n. sp. (Kokons) . . . . .	546
<i>Planaria rava</i> n. sp. . . . .	547
Unbestimmbare Species . . . . .	548
Epithel (Deckzellen, Rhabditenbildungszellen (?), Klebzellen, merkwürdige Zellen, Sinnesepithelzellen) . . . . .	548
Basalmembran . . . . .	552
Muskulatur (Hautmuskelschlauch, Körpermuskulatur) . . . . .	553
Mesenchym (Pigment, Kristalloide u. Riesenzellen von <i>Planaria graffi</i> n. sp., indifferente Zellen von <i>Planaria böhmigi</i> n. sp.) . . . . .	554
Drüsen . . . . .	556
Pharynx (Pharynxdrüsen) und Darm . . . . .	557
Das Nervensystem . . . . .	560
Sinnesorgane (Augen, Sinnesgrübchen) . . . . .	566
Genitalorgane . . . . .	569
Hoden, Vasa efferentia, Vasa deferentia . . . . .	569
Keimstöcke, versprengte Keimzellen, Oviducte, unpaarer Oviduct, Verschlussplatte, Dotterstöcke . . . . .	572
Copulationsapparat (Atrium genitale, Penis, Uterus, Uterusgang, Drüsen- gang) von <i>Planaria hoernesii</i> n. sp. . . . .	578
<i>Planaria striata</i> n. sp. (Spermatophoren) . . . . .	581
<i>Planaria graffi</i> n. sp. (Rückbildungen) . . . . .	586

	Seite
<i>Planaria böhmigi</i> n. sp. (muskulöses Drüsenorgan) . . . . .	590
<i>Planaria pinguis</i> n. sp. . . . .	595
Literaturverzeichnis . . . . .	599
Erklärung der Abbildungen (Buchstaben- und Tafelerklärung) . . . . .	601

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Grazer Universität angefertigt. Die folgenden Blätter enthalten zunächst die Beschreibung der gelegentlich der Hamburger S. W. Austral-Expedition 1905 erbeuteten Süßwassertricladien<sup>1</sup>. Das Material, das mir im konservierten Zustande von Herrn Prof. BÖHMIG zur Verfügung gestellt wurde, enthielt außer den hier bearbeiteten Tricladien auch noch eine Anzahl von rhabdocölen Turbellarien, vornehmlich Angehörigen der Genera *Mesostoma* und *Plagiostomum*, die ich in einer ihrer Vollendung entgegengehenden zweiten Arbeit behandelt habe.

Gleich an dieser Stelle danke ich Herrn Prof. L. v. GRAFF als dem Vorstande des Institutes, in welchem ich meine wissenschaftliche Ausbildung erhielt, und Herrn Prof. L. BÖHMIG als demjenigen, unter dessen unmittelbarer Leitung die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde.

Bei sämtlichen der mir vorliegenden Süßwassertricladien, meines Wissens den ersten vom australischen Kontinent bekannt gewordenen Formen, stellte es sich heraus, daß es sich um Angehörige des Genus *Planaria*, aber um durchweg neue Species handelt.

Nicht unerwähnt möge bleiben, daß von V. NEPPI<sup>2</sup> eine von der Südinsel Neuseelands stammende Planarie unter dem Namen *Pl. schauinslandi* Neppi beschrieben worden ist, doch ergab sich zwischen dieser nach ihrem Fundort nächst benachbarten Form und den von mir bearbeiteten Species keine Übereinstimmung in den wesentlicheren Zügen der Organisation.

Bei *Pl. rava* n. sp. mußte ich mich in Ermangelung geschlechtsreifer Individuen auf die Beschreibung des Exterieurs beschränken. Bei der Untersuchung der übrigen Species habe ich das Hauptaugenmerk auf die Darstellung der Geschlechtsorgane gerichtet, die bei den Turbellarien in systematischer Hinsicht eine so wichtige Rolle spielen. Die übrigen Organe und Gewebe konnten nur, soweit es der im allgemeinen nicht sehr günstige Erhaltungszustand gestattete, in der Kreis der Betrachtung gezogen werden, wobei ich gleich hier bemerken

<sup>1</sup> S. die vorläufige Mitteilung in: Ergebnisse der Hamburger Südwest-Australischen Expedition S. 405 ff.

<sup>2</sup> NEPPI (18).

will, daß ich aus dem eben angegebenen Grund auf die Untersuchung von Mesenchym und Excretionsapparat vollständig verzichten mußte.

### Äußerliche Beschreibung der Arten.

*Planaria hoernesii* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 1, 2, 8.)

Die Länge der geschlechtsreifen Individuen schwankt zwischen 9 und 12 mm, bei einer größten Breite von 3,5—4 mm. Dieselbe erreicht das Tier kurz vor der Körpermitte; von hier aus verschmälert sich der Körper sowohl nach vorn als nach hinten. Das Vorderende ist leicht abgerundet, das Hinterende stumpf zugespitzt.

Die Farbe der Dorsalseite kann man als schmutzig rußbraun (fuliginus) mit einem rötlichen Ton bezeichnen, doch variiert sie bei den einzelnen Individuen, insofern die einen nicht unwesentlich dunklere Nuancen aufweisen als die andern. Das Vorderende erscheint stets rostbraun (ferrugineus). In der Medianlinie verläuft bei den meisten Exemplaren ein mehr oder weniger deutlich hervortretender heller Streifen, der fast bis zur hinteren Körperspitze reicht.

Die Ventralseite zeigt einen ähnlichen, nur etwas matteren Farbton. In der Nähe des ebenfalls rostbraun gefärbten Vorderendes beginnen zwei der Mittellinie sich mehr und mehr nähernde, schwärzliche Streifen, die sich bis an das Hinterende verfolgen lassen. Die etwas zugeschärften Seitenränder fallen besonders bei der Betrachtung des Tieres von der Ventralseite durch weißliche Färbung auf. In der Nähe des Vorderendes biegen diese hellen Streifen vom Rande ab, wenden sich gegen die Bauchfläche und stoßen subterminal unter einem stumpfen Winkel zusammen. Von ihrer Vereinigungsstelle geht ein kurzer, 0,8 mm langer, vertiefter, heller Streifen aus, der mir der Ausdruck einer Haftgrube zu sein scheint. Ganz ähnliche Bilder zeigen auch konservierte Exemplare von *Planaria alpina* (Dana) und *Planaria gonocephala* Dug. An dem etwas verdickten Stirnrande sind weiterhin jederseits sechs in einem Bogen angeordnete helle Fleckchen zu erkennen (Fig. 8), von denen das letzte das größte ist und etwas mehr auf die Dorsalseite verschoben erscheint. Diese Fleckchen stehen mit Nerven in Verbindung und stellen Sinnesorgane dar. Die beiden kleinen, der Medianlinie außerordentlich genäherten, an ihrer Außenfläche von einem hellen Hof umgebenen Augen sind dem Stirnrande sehr nahe gerückt. Der Mund liegt hinter der Körpermitte, der Geschlechtsporus ist von der hinteren Körperspitze etwas weiter entfernt als von der Mundöffnung.

Koll. Mich. 147. Australien, Boyanup. Süßwasser. 1. VIII. 1905.  
Koll. Mich. 146 = Koll. Mich. 147.

*Planaria striata* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 3.)

Von den beiden dieser Species angehörigen Exemplaren kam für die Untersuchung nur eines in Betracht, weil das andre so ungünstig eingerollt war, daß sowohl Vorder- als Hinterende gegeneinander eingeschlagen erschienen. Das platt gestreckte Tier hat eine Länge von 6,5 mm bei einer größten Breite von 2,5 mm, die es kurz vor der Körpermitte erreicht. Von da verjüngt sich der Körper sowohl gegen das sanft abgerundete Vorder- als gegen das leicht zugespitzte Hinterende.

Die Grundfarbe der Rückenfläche ist ein schmutziges Braun; die Randpartien werden von zwei rostbraunen Streifen gebildet, die, am Vorderende schmal beginnend, gegen die Körpermitte außerordentlich an Breite zunehmen, um sich alsdann gegen das Hinterende wieder bedeutend zu verjüngen. Die Ventralseite ist graubraun und zeigt nur an einem schmalen Rand, der rings um das Tier zieht, jenen rötlichen Farbton der Rückenstreifen. Die Entfernung der beiden Augen vom Vorderrande ist etwas größer als ihr gegenseitiger Abstand, dieser kommt der Entfernung eines Auges vom Seitenrande gleich. Sowohl Mund als Genitalporus liegen in einer helleren mittleren Partie. Der erstere befindet sich am Beginne des letzten Körperdrittels, letzterer ist von der hinteren Körperspitze doppelt so weit entfernt als vom Munde.

Koll. Mich. 147. Boyanup. 1. VIII. 05.

*Planaria graffi* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 4 und 9.)

Von dieser Species standen mir für die Untersuchung nur zwei geschlechtsreife Exemplare zur Verfügung. Die Tiere sind von gedrungenener, breiter Gestalt, ihre Länge wechselt von 5—8 mm, bei einer größten Breite von 4 mm, die sie zu Beginn des zweiten Körperdrittels erreichen. Das Vorderende ist breit abgerundet, das Hinterende stumpf zugespitzt.

Die Dorsalseite zeigt ein dunkles Rußbraun (fuliginous), die Ventralseite ist von graubrauner Farbe; die Seitenränder treten besonders bei Betrachtung von der Ventralseite bei den meisten Individuen als helle Streifen hervor, welche sich am vorderen Körperrand vereinigen; hinter der Vereinigungsstelle findet man eine Andeutung einer kleinen Haft-

grube (Fig. 9, *hg*). Am Stirnrande, dicht oberhalb des eben erwähnten hellen Streifens, bemerkt man zunächst jederseits drei Sinnesgrübchen von etwa gleicher Größe; weiter nach rückwärts schließt sich, ein wenig mehr dorsal liegend, ein etwas größerer, weißlicher Fleck von ungefähr keulenförmiger Gestalt, der bis hinter die Augen reicht, an; ich bezeichne denselben als Ohrfleck. Die beiden kleinen Augen sind der Medianlinie und dem Stirnrande sehr genähert. Der Mund kommt etwas hinter die Körpermitte zu liegen, der Genitalporus findet sich am Beginne des letzten Körperviertels. Die Umgebung der beiden Körperöffnungen erscheint heller gefärbt.

Koll. Mich. 100. Aus einem Bache bei Lion Mill. 11. X. 05.

*Planaria böhmigi* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 5 und 10.)

Die Länge der geschlechtsreifen Individuen variiert zwischen 5 bis 8 mm, bei einer Breite von 2—3 mm. Das Vorderende ist abgerundet, das Hinterende sehr stumpf zugespitzt.

Die Färbung der Oberseite kann im allgemeinen als ein schwärzliches Braun bezeichnet werden; schmutzig gelbbraun gefärbt sind speziell das Vorderende, die seitlichen Körperländer und ein Medianstreif, der nicht immer deutlich ausgeprägt ist. Die Ventralseite zeigt einen helleren Ton, das schwärzliche Pigment tritt mehr in den Hintergrund, zuweilen bildet es seitlich von der Medianlinie zwei unscharfe Streifen. Auch bei dieser Form findet sich die Andeutung einer Haftgrube. Die Augen sind der Medianlinie sowie dem Stirnrande sehr genähert, ihr gegenseitiger Abstand dürfte kaum größer sein als ihre Entfernung vom Vorderrande. An letzterem erkennt man bei Lupenbetrachtung jederseits neun kleine Grübchen (Fig. 10), die späterhin bei der Besprechung der Sinnesorgane Erwähnung finden werden. Wie Fig. 10 zeigt, liegen die vordersten Grübchen ziemlich ventral, während die folgenden gegen die Dorsalseite rücken.

Die Lage der Mundöffnung in bezug auf die Körperlänge zeigte bei dieser Art insofern nicht unbedeutende Verschiedenheiten, als sie bei einem Teile der Individuen am Ende des dritten, bei einem andern Teile am Beginne des dritten Körperviertels gelegen war. Die Geschlechtsöffnung fand sich bei den einen wie bei den andern im letzten Körperviertel, etwas vor der Mitte desselben. Mund sowie Genitalporus sind schon mit freiem Auge als helle Punkte zu erkennen.

Koll. Mich. 153. Gooseberry Hill. 31. V. 05.

*Planaria pinguis* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 6 und 11.)

Die geschlechtsreifen Individuen dieser Species zeigen bedeutende Größenunterschiede. Drei Exemplare waren von verhältnismäßig großen Dimensionen, da die Länge 12 mm und die größte Breite 6,2 mm betrug. Leider war der Erhaltungszustand gerade dieser großen Exemplare ein äußerst ungünstiger. Die etwas besser erhaltenen übrigen geschlechtsreifen Individuen hatten eine Länge von 6,5 mm bei einer größten Breite von 4,3 mm. *Planaria pinguis* ist von breiter, gedrungener Gestalt, die Seitenränder verlaufen fast parallel, das Vorderende ist breit abgerundet, das Hinterende stumpf zugespitzt.

Die Färbung der Oberseite wechselt zwischen einem hellen bis zu einem dunklen Rußbraun (fuliginous) mit einem rötlichen Ton. Bei einigen Exemplaren, besonders dem in Fig. 6 abgebildeten, nahm man am Vorderende einen sehr undeutlichen und verwaschenen, dunkleren Mittelstreifen und zwei ebensolche laterale wahr; bei der Mehrzahl der Exemplare fehlten sie aber vollständig. Die Bauchfläche ist gleich der Rückenfläche bald mehr, bald weniger dunkel rußbraun, im allgemeinen aber heller gefärbt. Gleichwie bei den übrigen Formen erscheinen auch hier die Seitenränder lichter, und besonders deutlich sind diese schmalen, hellen Ränder am Vorderende zu erkennen. An ihrer Vereinigungsstelle ist auch hier die Andeutung einer Haftgrube vorhanden. Die kleinen, meist schwierig wahrzunehmenden, an ihrer Außenseite von einem hellen Hof umgebenen Augen, sind voneinander ungefähr ebenso weit entfernt als vom Stirnrande. An demselben finden sich jederseits fünf weißliche Flecken (Fig. 11), von denen die beiden hinteren etwas mehr dorsal gelegen sind als die andern. Der letzte Fleck ist der größte, sein Umriß ist oval, während die übrigen kreisförmig sind; außerdem zeichnet er sich durch eine reinere weiße Farbe aus. Wie bei den andern beschriebenen Formen handelt es sich auch hier um Sinnesorgane. Dicht vor dem Ende des zweiten Körperdrittels liegt die Mundöffnung, der der Genitalporus stark genähert ist. Unmittelbar vor dem Munde bemerkte ich bei zwei Individuen einen auffallenden, kreisrunden, dunklen Fleck, der selbst bei Betrachtung mit einer Lupe den Eindruck einer Körperöffnung hervorrief. Das Studium der Schnittserien zeigte aber, daß es sich hier bloß um einen markanteren Pigmentfleck handelte (Fig. 6).

In dem betreffenden Materialgläschen fanden sich außerdem eine Anzahl von Eikapseln, von denen ich eine in Fig. 16 abgebildet habe.

Die Frage, ob diese Kokons wirklich der *Pl. pinguis* zugehören oder einer andern Art, muß offen bleiben.

Die sechs vorhandenen Kokons waren sämtlich leer, die Schale meist etwas eingedrückt und zerbrochen, ohne irgendwelche Struktur (Fig. 16). Fünf der vorhandenen kugelig bis ovoid gestalteten Eikapseln hatten eine schwarzbraune Farbe und besaßen je einen auffallend langen, durchscheinend bräunlichen Stiel; der sechste nahezu unverletzte Kokon zeigte dagegen eine hellgelbe, leicht orangefarbige, durchsichtige Schale, deren Stiel vollkommen demjenigen der übrigen gleich. Dieser sechste Kokon unterschied sich außer durch seine helle Farbe auch noch durch seine geringere Größe von den übrigen. Sein Durchmesser betrug 1 mm, derjenige der dunkel gefärbten schwankte zwischen 1,2 und 1,5 mm. Der vollständige Stiel eines großen Kokons war 2 mm lang, der des kleinen war nicht vollständig erhalten, dürfte aber, nach dem vorhandenen Reststück zu urteilen, ungefähr ebenso lang gewesen sein; hingegen ist dieser Stiel bedeutend dünner als derjenige von einem der übrigen fünf Kokons. Es entsteht weiterhin die Frage, ob diese in der Einzahl vorhandene Eikapsel, auf die sich auch die in Fig. 16 gegebene Abbildung bezieht, von derselben Planarienspecies stammt als die übrigen fünf. Mit Bezug auf die gleiche Gestalt der Schale und den sehr ähnlichen Stiel, erscheint es jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß sämtliche Kokons von derselben Form herkommen, doch läßt sich nach dem vorliegenden Material keine sichere Entscheidung fällen.

Koll. Mich. 130. Jarrahdale, in Altwässern eines kleinen rasch fließenden Flusses. 20. IX. 05.

*Planaria rava* n. sp.

(Tafel XVIII, Fig. 7.)

Das Gesamtmaterial für diese Form bestand aus einem vollständigen Exemplar und einem Fragment; letzterem fehlte das Vorderende. Das eine in Betracht kommende, jedoch nicht geschlechtsreife Tier zeigte auf Schnitten das typische Bild einer Triclade, ohne irgendwelche Besonderheiten.

*Planaria rava* gehört zu den kleineren Tricladenformen und ist von ziemlich gedrungener Gestalt. Die Länge ließ sich wegen der umgeschlagenen Körperenden nur mit annähernder Genauigkeit auf 4,5 mm feststellen. Die breiteste Stelle, 2 mm, findet sich am Ende des ersten Körperdrittels, von wo aus sich das Tier sowohl nach vorn als insbesondere nach rückwärts zu verjüngt. Vorder- und Hinterende sind stumpf zugespitzt.

Die Färbung der Rückenfläche ist ein mattes Braun; am Vorderende beginnen seitlich von der Medianlinie bei dem vollständigen Exemplar zwei dunklere Streifen, welche ein im Vergleich zur Grundfarbe etwas helleres Feld umfassen. Am Ende des ersten Körperdrittels vereinigen sie sich zu einem dunklen Medianstreifen, der bis nahe an das Hinterende verläuft. An dem Bruchstücke ließ sich von diesen Streifen dagegen nichts erkennen. Von der Mitte des Tieres gegen die Körperländer hin nimmt der Farbton an Helligkeit zu; Vorderrand und Hinterende haben einen rötlichen Schimmer.

Die Ventralseite ist dunkelgrau gefärbt, schwach mit Braun untermischt, und nur die Umgebung der Mediane erscheint als helleres Feld, in dem am Beginne des letzten Körperdrittels die Mundöffnung als heller Fleck sichtbar ist.

Zu beiden Seiten der Mediane liegen am Vorderende dorsal die beiden kleinen Augen, die an ihrer Außenseite von einem hellen halb-kreisförmigen Hofe eingerahmt sind. Ihre Entfernung voneinander ist ebenso groß, als die eines Auges vom Vorder- und Seitenrande. Vorn am Übergange der dorsalen in die ventrale Körperfläche liegen jederseits sechs winzige, helle Fleckchen, selbst mit starker Lupe nur schwer kenntlich, die, wie sich nach den Schnitten herausstellte, jenen für die andern Formen beschriebenen Sinnesorganen entsprechen.

Koll. Mich. 140. Brunswick. 7. X. 05.

### Unbestimmbare Art.

Das einzige vorhandene Exemplar war gänzlich maceriert, ein gelblicher Torso, daher absolut unbestimmbar.

Koll. Mich. 101. Mundaring Weir. 9. VIII. 05.

### Epithel.

An dem Aufbau des Epithels beteiligen sich im wesentlichen drei Zellarten, nämlich Deck-, Kleb- und Sinneszellen.

Die Deckzellen zeigen die für das Tricladene epithel typische Gestalt und besitzen eine fibrilläre Struktur. Die meist ansehnlichen Zellkerne liegen gewöhnlich im basalen Teil der Zelle. Die Epithelzellen der Rückenfläche und der Seitenländer sind im allgemeinen höher als die der Bauchfläche (*Pl. hoernesii*: dorsal 15,8  $\mu$ , ventral 12,8  $\mu$ ; *Pl. striata*: 21,9  $\mu$  : 14,6  $\mu$ ; *Pl. graffi*: 21  $\mu$  : 17  $\mu$ ; *Pl. pinguis*: 28  $\mu$  : 20  $\mu$ ). Zwischen dem basalen Plasma der Deckzellen und der Basalmembran, sowie dem darunter gelegenen Mesenchym, stellen kleine zacken- oder zähnenartige Vorsprünge und zarte Plasmafäden innigere Beziehungen

her. Die Außenfläche der Epithelzellen trägt auf der Bauchfläche stets einen Ciliensaum; auf der Rückenfläche vermißte ich die Cilien vollständig bei *Pl. hoernesii* und *Pl. striata*; dorsal vorhanden, aber von nur geringer Höhe waren sie bei *Pl. böhmigi*. Bei den beiden Species *Pl. pinguis* und *Pl. graffi* war das Epithel derart schlecht erhalten, daß sich über die Verteilung der Cilien keine sichere Behauptung aufstellen läßt.

Jede Deckzelle birgt in der Regel mehrere Rhabditen (*rh*), welche infolge der durch Kontraktionen bedingten Veränderlichkeit der Zellhöhe bald nur den distalen Teil, bald die ganze Zelle durchsetzen und nicht selten noch aus derselben hervorragen. Im Gegensatz zu KENNEL<sup>1</sup> und WOODWORTH<sup>2</sup> und im Anschluß an IJIMA<sup>3</sup>, CHICHKOFF<sup>4</sup>, NEPPI<sup>5</sup>, BÖHMIG<sup>6</sup> und MICOLETZKY<sup>7</sup> möchte ich bemerken, daß die Rhabditen ausnahmslos intracellulär gelegen waren. Sie sind homogen, stark lichtbrechend und färben sich gut mit Hämatoxylin, speichern aber auch Eosin, so daß sie intensiv dunkelvioletts erscheinen. Diejenigen von *Pl. hoernesii* tingierten sich nahezu rein rot. Ihre Gestalt ist meist die gerader oder leicht c-förmig gekrümmter Stäbchen; zuweilen sind sie aber auch leicht keulenförmig. Mit Ausnahme von *Pl. striata* ist ihre Zahl auf der Ventralseite geringer als auf der Rückenfläche. Bei der genannten Form sind sie gerade ventral, unmittelbar vor der Pharyngealregion sowie in der Circumferenz des Genitalporus am reichlichsten vorhanden. In bezug auf letztere Angaben zeigen die übrigen Formen das gegenteilige Verhalten. Die Rhabditen der Ventralseite sind im allgemeinen von bedeutend geringerer Größe als diejenigen der Dorsalseite und lassen meist eine regelmäßige, parallele Anordnung erkennen. In den Drüsen- und Sinneszellen fehlen die Stäbchen; die Deckzellen in der Umgebung der Sinnesgrübchen führen nur kleine Rhabditen in geringer Zahl. Messungen an den Stäbchen von *Pl. hoernesii* ergaben z. B. folgende Werte: Länge dorsal 2,9—18,3  $\mu$ , ventral 2,2—13  $\mu$ ; Dicke dorsal 0,7—3,7  $\mu$ , ventral 1,1—2,9  $\mu$ .

Die Bildung der Rhabditen erfolgt, wie es mir gleich BÖHMIG<sup>8</sup> und UDE<sup>9</sup> im Gegensatz zu IJIMA<sup>10</sup>, CHICHKOFF<sup>11</sup> und MICOLETZKY<sup>12</sup> scheinen will, einerseits in den im Mesenchym gelegenen Stäbchenbildungszellen,

<sup>1</sup> KENNEL (15), S. 126.

<sup>2</sup> WOODWORTH (23), S. 10.

<sup>3</sup> IJIMA (13), S. 371.

<sup>4</sup> CHICHKOFF (6), S. 459.

<sup>5</sup> NEPPI, l. c., S. 310.

<sup>6</sup> BÖHMIG (3), S. 375.

<sup>7</sup> MICOLETZKY (17), S. 384.

<sup>8</sup> BÖHMIG, l. c., S. 375.

<sup>9</sup> UDE (21), S. 312.

<sup>10</sup> IJIMA, l. c., S. 371.

<sup>11</sup> CHICHKOFF, l. c., S. 455.

<sup>12</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 385.

andererseits aber auch in den Deckzellen selbst. In größerer Menge fanden sich Rhabditendrüsen, die mit nahe an das Epithel heranreichenden Plasmasträngen — allem Anscheine nach handelt es sich dabei um protoplasmatische Gleitbrücken im Sinne GRAFFS<sup>1</sup>, wenn nicht sogar um kollabierte, kanalartige Ausführgänge — versehen waren, im Mesenchym von *Pl. hoernesii*. Spärlicher traten sie bei *Pl. böhmigi* auf, noch seltener bei den übrigen Species. Läßt schon ein bloßer Vergleich der in den Deckzellen enthaltenen Rhabditenmenge mit der Zahl ihrer im Mesenchym befindlichen Bildungsstätten sehr daran zweifeln, daß wir in letzteren die alleinigen Entstehungsherde sämtlicher Stäbchen vor uns haben, so finden diese Zweifel in dem eigentümlichen Verhalten mancher Deckzellen eine weitere Stütze. Diese Zellen zeichnen sich nämlich durch eine außerordentlich dichte Aneinanderlagerung ihrer stäbchenartigen Einschlüsse aus und machen einen ähnlichen Eindruck wie die von UDE<sup>2</sup> für *Pl. gonocephala* beschriebenen und auf Taf. XXI, Fig. 5 seiner Arbeit abgebildeten Rhabditenbildungszellen, nur liegen häufig die Stäbchen hier noch viel dichter nebeneinander. Bezüglich der physiologischen Deutung der Rhabditen verweise ich auf BÖHMIG<sup>3</sup>.

Außerdem fand ich, mit Ausnahme von *Pl. graffi*, bei sämtlichen der hier beschriebenen Species, am häufigsten aber bei *Pl. hoernesii* und *Pl. striata*, zwischen den Epithelzellen ansehnliche, eiförmige, scharf konturierte Zellen, deren basalen Teil ein leicht granuliertes und bläulich gefärbtes Plasma erfüllte, in dem der Kern (*n*) gelegen war (Fig. 12, *rhbz?*). Der distale Teil der Zelle erscheint leer, es ist dies vielleicht die Folge einer Schrumpfung des Inhaltes beim Konservieren; immerhin ist es jedoch sehr auffällig, daß es stets ausnahmslos dieser Teil ist, der des Plasmas entbehrt. Sehr auffallend ist es fernerhin, daß fast bei allen Zellen der distale Teil der Zellmembran bedeutend verdickt und stärker gefärbt war, so daß an dieser Stelle eine besondere, kappenartige Bildung (*km*) vorzuliegen schien (Fig. 12). Bei einer nicht geringen Anzahl dieser Zellen lagen, wie Fig. 13 zeigt, dicht vor denselben sehr kleine, stäbchenförmige Gebilde (*rh*), die sich in bezug auf ihre Größe sehr wesentlich von den sonst in der Umgebung befindlichen unterscheiden. Innerhalb der Zellen selbst habe ich diese Stäbchen nie gesehen, stets lagen sie vor denselben. Es ist mir wahrscheinlich, daß diese kleinen Rhabditen zu den eiförmigen Zellen in irgendwelcher Beziehung stehen und daß es sich dabei möglicherweise um die Bildungs-

<sup>1</sup> GRAFF (10).

<sup>2</sup> UDE, l. c., S. 312.

<sup>3</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 377.

zellen derselben handelt. Ich möchte mit dem Gesagten mehr auf diese merkwürdigen Zellen hingewiesen haben, da der im großen und ganzen nicht günstige Erhaltungszustand über die wirkliche Bedeutung derselben keinen weiteren Aufschluß gab.

Zwischen den Deckzellen finden sich fernerhin, über den ganzen Körper in geringer Zahl verstreut, besonders merkwürdige Zellen, von denen ich eine in Fig. 14 abgebildet habe. Fast ausnahmslos waren solche Zellen am Vorderende, meist etwas dorsal von den Sinnesflecken, zu beobachten. In Fig. 15 habe ich eine solche Zelle (*mkwz*) in ihrer typischen Lage an der vorderen Körperspitze gezeichnet. In auffallend geringer Zahl treten diese Zellen auf der Ventralseite auf und stehen dann in bezug auf ihre Größe weit hinter denjenigen der Dorsalseite zurück. Ihre Gestalt ist im allgemeinen eiförmig; der Höhendurchmesser ist nicht selten so verkürzt, daß schließlich der Breitendurchmesser überwiegt und die Zelle das Aussehen eines liegenden Ovoids gewinnt. Diese gegenüber den umgebenden Epithelzellen an Höhe etwas zurückstehenden, eiförmigen Zellgebilde liegen, wie die Fig. 14 und 15 zeigen, stets frei in kleinen Höhlungen des Epithels. Weitaus der größte Teil der Zelle ist erfüllt von einem mächtigen, kernähnlichen Gebilde ( $\beta$ ), das zahlreiche, dunkelblau gefärbte Körner (*kō*), die sehr regelmäßig in konzentrischen Reihen angeordnet sind, enthält. In dieses Gebilde ist ein nucleolusartiger Körper eingebettet, an welchem sich zwei Partien unterscheiden lassen, eine centrale, durch Eosin intensiv dunkelrot färbbare ( $\gamma'$ ), die von einem leicht blau gefärbten, hellen, kleinen Hof (*hh*) umgeben wird, und eine periphere, deren Plasma granuliert erscheint ( $\gamma$ ). Wie in Fig. 14 zu erkennen ist, tritt rings um den nucleolusartigen Körper ein ansehnlicher heller Hof auf (*ah*), den ich auf eine jener als AUERBACHSche Höfe bekannten Schrumpfungsercheinungen zurückführen möchte, um so mehr, als derselbe nicht allen diesen Zellen zukommt; er findet sich vielmehr konstant nur in den etwas breit gedrückt erscheinenden, wie z. B. der in Fig. 14 dargestellten. An diesen hellen Hof schließt sich nach außen jene bereits erwähnte, kernähnliche Plasmamasse ( $\beta$ ) an, in welcher in regelmäßigen Abständen dichter strukturierte, radiär angeordnete Streifen (*str*) auftreten, die selbst schon bei mäßig starker Vergrößerung durch ihren kräftigen, dunkelblauen Farbton sofort ins Auge fallen. Das Centrum für dieses radiäre Streifensystem stellt die früher erwähnte, basal gelegene, centrale Partie ( $\gamma'$ ) des nucleolusartigen Körpers dar. Wie schon gesagt, treten als besonders charakteristische Einschlüsse jene dunkelblauen Körner (*kō*) auf. Der eigentliche Zellkörper besteht aus einem

zarten Plasmasaum (Fig. 14, *plk*), der in Form einer im Mittel  $3\ \mu$  hohen, leicht bläulich gefärbten Kuppe jenes kernähnliche Gebilde überwölbt. Die periphere Partie (*rz*) dieses Zellplasmas besitzt eine etwas dichtere Struktur als der übrige Zellkörper und tingiert sich daher viel intensiver. Die oben erwähnten, radiären Streifen durchsetzen auch das Plasma und verlieren sich in seiner dichteren Randzone. Allem Anscheine nach entbehren diese Zellen, gerade so wie die früher beschriebenen, mutmaßlichen Rhabditenbildungszellen (*rhbz?*) der Cilien, doch besteht immerhin die Möglichkeit, daß dieselben bloß infolge der ungünstigen Konservierung nicht nachweisbar waren.

Vereinzelt finden sich im Epithel Zellen, die in bezug auf ihre Gestalt den eben beschriebenen sehr ähnlich sind; es ergibt sich aber eine Verschiedenheit in dem Bau des kernähnlichen Gebildes. Dasselbe erscheint hier nicht so scharf konturiert, es geht vielmehr in das periphere Zellplasma über. Die dunkelblau gefärbten Körner treten auch hier in reicher Menge und in verschiedener Größe auf, nur entbehren sie der konzentrischen Anordnung; sie liegen wirr durcheinander, und von dem nucleolusartigen Körper hebt sich markant nur der centrale, dunkelrot gefärbte Teil heraus. Über die Bedeutung dieser, sowie der früher beschriebenen Zellen, die durch das Vorhandensein der blauen Körner, bzw. auch durch das Auftreten der radiären Streifen ein besonders charakteristisches Bild liefern, wage ich dermalen noch keine Behauptung aufzustellen, jedenfalls weisen aber die merkwürdigen strukturellen Verhältnisse dieser Zellen auf eine besondere Funktion hin.

Die sowohl der Rhabditen als auch der Cilien entbehrenden Klebzellen verhalten sich bei den hier in Betracht kommenden Formen analog den von BÖHMIG<sup>1</sup> für marine Tricladen, von MICOLETZKY<sup>2</sup> und UDE<sup>3</sup> für *Pl. alpina* und *Pl. gonocephala* beschriebenen, weshalb ich von weiteren Angaben absehen kann.

Als spezifische Sinneszellen (*sep*) nehme ich das der Rhabditen entbehrende Epithel der Sinnesgrübchen (*sgr*) in Anspruch; es sei auf die Beschreibung der Sinnesorgane verwiesen.

#### Basalmembran.

Die den Abschluß des Mesenchyms gegen das Epithel bildende, mit Hämatoxylin kaum färbbare Basalmembran variiert sowohl nach den Species als auch individuell nicht unwesentlich in der Dicke. Den

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 378.

<sup>2</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 385.

<sup>3</sup> UDE, l. c., S. 313.

ansehnlichsten Durchmesser (2—4  $\mu$ ) erreicht sie bei *Pl. graffi*, am schwächsten ausgebildet ist sie bei *Pl. pinguis* (0,7—1,2  $\mu$ ) und *Pl. hoernesii* (1,46  $\mu$ ). An ihrer Außenseite steht die mit Buckeln und Zacken versehene Membran mit dem Epithel in Verbindung, während ihre Innenfläche den Muskeln zur Insertion dient. Sie wird von zarten, in das Mesenchym verlaufenden Plasmafäden durchsetzt.

### Muskulatur.

Hautmuskelschlauch (*hm*). Die Zahl der denselben bildenden contractilen Schichten erscheint bei sämtlichen hier vorliegenden Species im Vergleich zu dem Verhalten der marinen und paludicolen Tricladen etwas reduziert. Unmittelbar auf die Basalmembran folgen ein- bis mehrschichtig angeordnete, im allgemeinen nicht sehr kräftig entwickelte Ringmuskeln, an diese schließen sich nach innen die stets mehrschichtigen Längsmuskeln an. Diagonal verlaufende Fasern waren nicht zu erkennen, doch besteht immerhin die Möglichkeit, daß dieselben bloß infolge der schlechten Konservierung nicht nachweisbar waren.

Die kräftigen, zu Bündeln vereinigten Längsmuskeln erscheinen durch einzelne abbiegende Fasern miteinander verbunden, und zwar stehen diese Muskelbündel auf der Dorsalseite sowohl in bezug auf Zahl als Stärke hinter denjenigen der Ventralseite zurück. So variiert z. B. die Höhe der Bündel dorsal von 2,2—12  $\mu$ , ventral hingegen von 6—30  $\mu$ . Nicht selten erscheinen die Fasern etwas dorsoventral abgeplattet.

Körpermuskulatur. Dieselbe erscheint bei den vorliegenden Formen nur mäßig stark entwickelt. Die Befunde stimmen hier gut mit den Ausführungen BÖHMIGS<sup>1</sup> für marine Tricladen überein, nur mit der Maßgabe, daß sich schräge Longitudinalmuskeln nicht überall sicher konstatieren lassen. Mit voller Deutlichkeit waren sie nur bei *Pl. graffi* und *Pl. pinguis* zu beobachten. Stets aber lassen sich besonders in den seitlichen Körperpartien und am Vorderende mächtige Dorsoventralmuskeln (Fig. 15, *dvm*) und zarte, schräge, dorso- und ventrolaterale Transversalmuskeln unterscheiden. Erstere durchziehen in nahezu gleichen Abständen den ganzen Körper und erscheinen in denjenigen Partien, wo größere Organe gelegen sind, nicht selten so stark abgebogen, daß sie im extremsten Falle eine S-förmige Linie darstellen. Mit ihren etwas verbreiterten Enden heften sie sich geradezu

<sup>1</sup> BÖHMIG (), l. c., S. 385—391.

an die Basalmembran an. Sämtliche Muskelfasern zeigen eine Differenzierung in eine körnige, schwach färbbare, häufig stark reduzierte Mark- und eine fibrilläre, intensiv tingierbare Rindenschicht.

### Mesenchym.

Über dieses alle Zwischenräume des Körpers erfüllende, aus verästelten Zellen bestehende Maschenwerk lohnt es sich bei dem ungenügenden Erhaltungszustand des Materials nicht, weitere Angaben zu machen.

Unmittelbar unterhalb des Hautmuskelschlauches und sogar zwischen Ring- und Längsfasern liegt das aus Längsreihen bräunlich- und grünlichschwarzer Körnchen bestehende Pigment, dessen Hauptmasse sich in der Mitte des Rückens findet.

An dieser Stelle mögen auch jene merkwürdigen, als Kristalloide zu bezeichnenden Gebilde, welche bei dem einen Exemplar von *Pl. graffi* das Mesenchymgewebe erfüllten, Erwähnung finden. In Fig. 17 habe ich einige derselben abgebildet. Der Durchmesser dieser kreisrunden Gebilde variiert im allgemeinen zwischen 6 und 9  $\mu$ ; ihr centraler, intensiv blau bis violett tingierbarer Plasmakörper (*cpl*) besitzt einen Durchmesser von 3—5  $\mu$ , er ist von einer sich bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin nicht färbenden, homogenen, durchsichtigen, 1,5 bis 2  $\mu$  dicken Schale (*sch*) umgeben. Alle Kristalloide hatten bis auf ihre etwas verschiedene Größe ein einheitliches Aussehen; irgendwelche Vorstadien oder Entwicklungsstufen fanden sich nicht vor. Der verheerende Einfluß derselben auf sämtliche Gewebe des Körpers trat bei dem von ihnen befallenen Exemplar deutlich zutage.

Kristalloide wurden zuerst von SCHNEIDER, später von GRAFF, HALLEZ, FUHRMANN und LUTHER bei rhabdocölen Turbellarien beschrieben und als parasitische Protozoen gedeutet; diese durch Leisten- und Fächerbildungen der Schale ausgezeichneten Gebilde zeigen aber sämtlich einen wesentlich komplizierteren Bau als die von mir bei *Pl. graffi* beobachteten. Dieser Befund an *Pl. graffi* ist, meines Wissens wenigstens, erst der zweite für paludicole Tricladen bekannt gewordene Fall; zum ersten Male wurde über das Vorhandensein von Kristalloiden in Süßwassertricladen von DORNER<sup>1</sup> berichtet. Er sagt darüber: »Junge Individuen von *Pl. torva* M. Schultze sind bisweilen mit Kristalloiden angefüllt, die meines Wissens bei den Dendrocölen bisher noch nicht bekannt geworden sind.« Leider macht DORNER keine näheren Angaben

<sup>1</sup> DORNER (9), S. 1.

über Gestalt und Größe dieser Gebilde, so daß kein weiterer Vergleich zwischen den Kristalloiden von *Pl. torva* und *Pl. graffi* möglich ist.

Bei der Untersuchung der Individuen von der letztgenannten Planarie fielen mir an den verschiedensten Stellen des Körpers, vereinzelt oder in Gruppen angeordnet, äußerst merkwürdige Zellen von relativ riesigen Dimensionen auf, die insbesondere an den Körperenden kleine und größere Gruppen bildeten. In Fig. 18 habe ich einen Schnitt durch das Vorderende mit einer solchen Zellgruppe abgebildet und in Fig. 19 eine einzelne Zelle stark vergrößert gezeichnet. Zwei bis sieben solcher Zellen schließen sich zu einer nicht selten bis dicht an den Hautmuskelschlauch reichenden Gruppe zusammen. Ihre Zellkörper verschmelzen im allgemeinen zu einer sich rötlich färbenden Plasmamasse, in welcher die großen Kerne (*nrsz*), die zahlreiche kleine, dunkelblaue Körnchen (*kö*) enthalten, eingebettet liegen. Dieselben führen gewöhnlich wieder ein bis zwei durch ihre kräftige, violette Färbung markierte Nucleolen. Die zu einem jeden Kern gehörige Plasmapartie (*copl*) hebt sich meist durch eine um denselben als Centrum auftretende konzentrische Schichtung gegen die übrige Plasmamasse ab, wie auch Fig. 18 und 19 erkennen lassen. Der mittlere Durchmesser dieser meist ovoiden oder rundlichen Riesenzellen beträgt etwa  $33 \mu$ ; derjenige ihrer Kerne variiert von  $15$ — $22 \mu$ , der eines Nucleolus ist ungefähr  $3,6 \mu$ . Nicht selten machen diese konzentrischen, intensiv rot färbbaren Schichten geradezu den Eindruck von circular verlaufenden Muskelfasern. In der nächsten Umgebung der Zellkerne sind häufig auch noch kleinere Kerne ( $d = 5 \mu$ , *nkl*) in die Plasmamasse eingelagert. Dieselben besitzen meist ein oder mehrere Nucleolen, deren Durchmesser etwa  $1,5 \mu$  beträgt. Auch diese kleinen Kerne schließen sich zu verschiedenen großen Gruppen zusammen, deren jede von einem gemeinsamen Plasmabezirk umgeben wird (Fig. 18). Nicht selten erscheint das Plasma der großen Zellen auch fein vacuolisiert (*vac*), so daß die konzentrische Schichtung etwas in den Hintergrund tritt. In der Circumferenz der großen Zellkerne finden sich häufig besondere, spindelförmige Zellen (Fig. 19, *spz*) von etwa  $15 \mu$  Länge, die sich deutlich von dem umgebenden Mesenchym abheben und selbst wieder ansehnliche Kerne ( $d = 4$ — $5 \mu$ ) besitzen, die ein bis drei Nucleolen enthalten können. Der Plasmakörper dieser spindelförmigen Zellen macht stellenweise den Eindruck, als ob keine eigentliche Abgrenzung desselben gegen die Zellkörper der großen Zellen bestünde; bei genauerem Zusehen läßt sich aber meistens eine zarte Kontur beobachten, die diese langgestreckten Zellen gegen die angrenzende Plasmamasse hin

abschließt. Diese spindelförmigen Zellen finden sich vornehmlich an den Körperenden, während sie in der Umgebung der meisten in dem Tier verstreut vorkommenden Riesenzellen fehlen. Von dem Auftreten einzelner so großer Zellen in dem Körper der Süßwassertricladien ist, meines Wissen wenigstens, in der einschlägigen Literatur noch nichts bekannt geworden. Andererseits sind z. B. die bei Mollusken beschriebenen Riesenzellen doch zu verschieden gestaltet, als daß sie hier zum Vergleiche angezogen werden könnten. Über die Bedeutung dieser auffallend merkwürdigen Zellen vermag ich keine Angaben zu machen, da sich weder irgend ein Zusammenhang mit einem Organe des Körpers, noch eine Verbindung mit andern Zellen oder der Körperoberfläche konstatieren ließ. Für genauere diesbezügliche Untersuchungen war das Material leider nicht ausreichend.

An dieser Stelle seien noch jene eigentümlichen Zellhäufchen erwähnt, die ich bei *Pl. böhmigi* in verschiedenen Teilen des Körpers, insbesondere im ersten Körperdrittel, angetroffen habe. Hier liegen sie entweder unmittelbar über dem Gehirn und den Längsnerven oder dicht unter dem Hautmuskelschlauch. Histologisch läßt sich von diesen Zellen nur wenig berichten. Sie sind von rundlicher Gestalt, besitzen ein granuliertes, schwach blau gefärbtes Plasma, in dem eine konturierte, dunklere Partie, meines Erachtens der Kern, gelegen ist. Weitere Details ließen sich nicht feststellen, weshalb die Frage nach ihrer Funktion nicht entschieden werden kann. Immerhin erscheint es nicht unwahrscheinlich, daß wir in diesen Zellgruppen sogenannte indifferente Zellen oder Stammzellen vor uns haben, wie solche schon mehrfach für Turbellarien angegeben worden sind.

### Drüsen.

Nach dem Beispiele BÖHMIGS<sup>1</sup> will ich die beiden Gruppen Pharynx- und Körperdrüsen unterscheiden und jene erst später im geeigneten Zusammenhange besprechen.

Die eosinophilen und cyanophilen Körperdrüsen sind teils auf bestimmte Partien lokalisiert, teils über den ganzen Körper verbreitet. Zu den ersteren gehören die eosinophilen Klebzellen-, Rand- oder Kantendrüsen, die im allgemeinen in den seitlichen Körperpartien, im Vorder- und Hinterende aber etwas mehr medial gelegen sind und deren Ausführungsgänge intracellulär in die früher erwähnten Klebzellen ausmünden, wie aus Fig. 15 und 18 (*drk*) ersichtlich ist. Am schwächsten

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), I. c., S. 393.

ausgebildet sind diese Drüsen bei *Pl. pinguis*, während sie bei *Pl. striata* die mächtigste Entwicklung zeigen. Im Hinterende von *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* treten sie in solchen Mengen auf, daß sie geradezu den Eindruck eines besonderen Haftapparates hervorrufen. Die stets mit einem Ausführgang versehenen Drüsen (Fig. 15, *drz*) sind rundlich, meist aber birnförmig gestaltet und besitzen ein im allgemeinen mehr grobkörniges Secret (*es*), das sich intensiv rot färbt. Ihre Ausführgänge zeigen durchweg dasselbe Verhalten wie diejenigen bei marinen Tricladen, weshalb ich diesbezüglich auf BÖHMIG<sup>1</sup> verweisen kann.

Vereinzelt münden ferner auf der gesamten Körperoberfläche erythrophile Drüsen aus, die in der Mitte des zwischen Gehirn und Mundöffnung gelegenen Feldes zahlreicher auftreten und sich bis gegen den Copulationsapparat hin caudad erstrecken. Von den Kantendrüsen sind sie durch drüsenfreie Bezirke getrennt. In einem gewissen Gegensatz bezüglich ihrer Lage stehen diese Drüsen bei *Pl. hoernesii* und *Pl. graffi*, indem sie bei ersterer Form mehr dorsal, bei letzterer mehr ventral gelagert erscheinen. Es sind ansehnliche, unregelmäßig geformte oder rundliche Zellen, die mit Ausnahme von *Pl. striata* ein mehr grobkörniges Secret liefern; dasjenige der erwähnten Form wäre als feinkörnig zu bezeichnen.

Bei sämtlichen Formen, insbesondere aber bei *Pl. striata*, der drüsenreichsten der hier untersuchten Species, waren in der vor den Keimstöcken gelegenen Region Gruppen cyanophiler Drüsen zu beobachten, deren Ausführgänge meist in Bündeln sowohl über als unterhalb des Gehirns gegen die Ventralseite des vorderen Körperendes zogen. Hier münden sie auf einem unmittelbar hinter den Klebzellen gelegenen Feld, welches meist eine nicht unbedeutende Ausdehnung besitzt, wahrscheinlich intercellulär nach außen. Diese cyanophilen Drüsen sind aber topographisch gegen die erythrophilen Körnerdrüsen und die Kantendrüsen nicht streng abgegrenzt, die Ausführgänge derselben verlaufen insbesondere in den medialen Partien dicht neben denjenigen der übrigen Drüsen. Ein Teil von ihnen drängt sich auch zwischen die Darmäste ein. Schließlich wären noch vereinzelt auf der Körperoberfläche ausmündende, meist birnförmige Mucindrüsen zu erwähnen.

### Pharynx und Darm.

Die Mundöffnung liegt bei *Pl. hoernesii* dicht vor dem letzten Drittel der Pharyngealtasche, bei allen übrigen Arten am Ende derselben. Ihre Weite bewegt sich in Grenzen zwischen  $64\mu$  (*Pl. graffi*)

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 394.

und 228  $\mu$  (*Pl. böhmigi*). Das Körperepithel geht an der Mundöffnung kontinuierlich in das der Pharyngealtasche über; hier besitzen die der Rhabditen entbehrenden Zellen zunächst eine mehr kolbenförmige Gestalt, flachen sich aber alsbald zu einem typischen Plattenepithel ab. Letzteres wird in den unmittelbar vor der Pharynxinsertion gelegenen Partien, die, worauf schon JANDER<sup>1</sup> hingewiesen hat, eigentlich dem Pharynx selbst zuzurechnen sind, durch ein eingesenktes Epithel, wie es auch der Pharynx aufweist, ersetzt. Unterhalb einer an der Mundöffnung verstärkten, in der Pharyngealtasche aber sehr zarten Basalmembran finden wir die aus einschichtigen Ring- und Längsfasern bestehende Muscularis, die, wie für verschiedene marine und paludicole Tricladen bereits angegeben worden ist, gleichzeitig mit dem Auftreten des eingesenkten Epithels eine plötzliche Verdickung zeigt, die einerseits durch die erhöhte Faserzahl, anderseits durch die größere Faserstärke bedingt ist. Zugleich nehmen die Epithelialplatten allmählich an Höhe zu und tragen Cilien.

Der cylindrische Pharynx plicatus ist bei sämtlichen der hier vorliegenden Species nahezu vollkommen übereinstimmend gebaut, nur in seinem Verhältnis zur Länge der Tiere ergeben sich einige Unterschiede. Für *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* gilt 1 : 5.5, für *Pl. pinguis* 1 : 8, für *Pl. striata* 1 : 9. Den absolut größten Pharynx fand ich bei *Pl. hoernesii*, seine Länge betrug etwas über 2 mm.

Bezüglich der Histologie des Pharynx kann ich auf die Darlegungen BÖHMIGS<sup>2</sup> über den Schlundkopf der marinen Tricladen verweisen, nur möchte ich der Vollständigkeit halber einige geringfügige Abweichungen erwähnen. So fanden sich bei *Pl. hoernesii* in dem eingesenkten Pharynxepithel hier und da kernhaltige Epithelzellen vor; ob es sich nun dabei um ein Stehenbleiben dieser Zellen auf dem ursprünglichen Stadium oder um Zellanomalien handelt, läßt sich kaum entscheiden. Die Fasern der äußeren Muskelzone erscheinen in der Pharynxlippe am kräftigsten ausgebildet, diejenigen der inneren Zone hingegen in den mittleren Partien des Schlundkopfes. Die mächtigste contractile Schicht des Pharynx, die inneren Ringmuskeln, bestehen bei *Pl. hoernesii* aus 12—14, bei *Pl. striata* aus mehr als 20 übereinander liegenden Fasern. Ihre Dicke beträgt bei erstgenannter Form im Mittel 56,8  $\mu$ , bei letztgenannter etwa 90  $\mu$ .

Zwischen der äußeren und inneren Pharynxmuskulatur verlaufen im Bindegewebe jene die Drüsenzzone bildenden Drüsenausführgänge,

<sup>1</sup> JANDER (14).

<sup>2</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 397 f.

deren Zellkörper nur in ganz unbedeutender Zahl im Schlundkopf selbst gelegen sind. In ihrem Verlauf ist im allgemeinen keine bestimmte Anordnung zu erkennen; es lassen sich mit Rücksicht auf das Secret drei verschiedene Arten von Drüsen, **cyanophile**, feinkörnig eosinophile und grobkörnig erythrophile unterscheiden. Die insbesondere bei *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* zahlreichen Ausführungsgänge des ersteren münden nicht nur auf der Pharynxlippe aus, sondern öffnen sich an den verschiedensten Stellen in das Pharynxlumen. Die das erythrophile Secret führenden Gänge ziehen sämtlich zur Pharynxlippe, wohin sich auch ein Teil der eosinophilen Ausführungsgänge wendet; die übrigen münden in der hinteren Hälfte des Schlundkopfes nach außen. Eine Abgrenzung der einzelnen Drüsenkomplexe voneinander läßt sich nicht einmal an ihren Ausmündungsstellen immer durchführen. Zu einer Scheidung der Drüsenzone in eine äußere und innere Schicht kommt es hier nicht, da der mäßig stark entwickelte pharyngeale Nervenplexus im allgemeinen zwischen der äußeren Ringmuskulatur und der Drüsenzone gelegen ist. Nur bei *Pl. hoernesii* rückt er ein wenig in dieselbe hinein. Er war bei sämtlichen Formen nur schlecht erhalten, und seine meist schwach gefärbten Elemente zeigten ein leicht körniges, häufig aber mehr faseriges Aussehen und waren nur in den hinteren Partien des Schlundkopfes etwas deutlicher zu erkennen. Über die Verbindung dieses Nervenplexus mit dem Centralteil vermag ich keine Angaben zu machen.

Der Darm zeigt die für Tricladen typische Gestalt und scheint eine äußerst zarte Ringmuskulatur zu besitzen, im übrigen legen sich aber häufig der Körpermuskulatur angehörige Fasern innig an denselben an. Das Darmepithel konnte infolge des ungenügenden Erhaltungszustandes überhaupt nicht untersucht werden. Die Zahl der entweder gegabelten, nur wenig oder reichlich verzweigten, unmittelbar hinter dem Gehirn beginnenden sekundären Darmäste variiert je nach den Species. Für *Pl. striata*, *Pl. graffi* und *Pl. pinguis* konnte ich dieselbe in Ermangelung von Querschnitten nicht zahlenmäßig feststellen. Bei *Pl. hoernesii* beträgt die Gesamtzahl der Darmdivertikel 26—30, bei *Pl. böhmigi* 26—29 jederseits. Davon entfallen bei erstgenannter Form auf den vorderen, unpaaren Hauptdarmast 10—12, bei letztgenannter 10—11 jederseits. In der zwischen Pharynx und Penis gelegenen Region treten außerdem an der Innenseite der hinteren Hauptdarmschenkel bei *Pl. hoernesii* 6—8, bei *Pl. striata* 5—7 kleine Divertikelehen auf. Zwischen den hinteren Darmschenkeln bestehen keine Anastomosen.

### Nervensystem.

Das Nervensystem zeigt bei sämtlichen hier in Betracht kommenden australischen Planarienspecies weitgehende Übereinstimmung in den wesentlicheren Zügen seines Baues. Für die Untersuchung desselben standen mir die günstigsten Präparate bei *Pl. böhmigi* zur Verfügung, weshalb ich diese Species zunächst behandeln will und die Abweichungen, die sich in bezug auf die übrigen Arten ergeben, alsdann bespreche. Über das Nervensystem von *Pl. pinguis* und *Pl. graffi* vermag ich keine Mitteilungen zu machen, weil der außergewöhnlich mangelhafte Erhaltungszustand meiner Exemplare sowie die Krümmung der Vorderenden, die nur wenig instruktive, schräge Schnitte gestatteten, jedwede eingehendere Untersuchung unmöglich machten. Die mir zur Verfügung stehenden Individuen von *Pl. böhmigi* waren, im Vergleich zu dem übrigen Material, verhältnismäßig gut konserviert, immerhin war auch hier der Erhaltungszustand der zarten, nervösen Elemente nicht hinreichend, um ein Eingehen auf die Histologie des Nervensystems aussichtsreich zu gestalten. Ich muß mich daher auf die Darstellung der morphologischen Befunde beschränken.

Sowohl die Untersuchungen an *Pl. böhmigi* als insbesondere diejenigen an *Pl. hoernesii* haben dargetan, daß sich das Nervensystem der untersuchten australischen Planarienspecies eng an die Verhältnisse anschließt, die BÖHMIG<sup>1</sup> für *Procerodes ulvae* (Oersted) eingehend dargelegt hat. Noch größer ist die Ähnlichkeit mit den Befunden an einigen Süßwassertricladen, so vor allem mit *Pl. polychroa* O. Schm. nach MICOLETZKY<sup>2</sup> und *Pl. gonocephala* nach UDE<sup>3</sup>. Ziehen wir zum Vergleich das Nervensystem der exotischen *Pl. neumanni* Neppi nach NEPPI<sup>4</sup> heran, so ergibt sich ebenfalls weitgehende Übereinstimmung.

Wie bei allen Tricladen haben wir auch bei *Pl. böhmigi* einen aus Gehirn und den sog. Markstämmen bestehenden Centralteil des Nervensystems und einen peripheren Teil zu unterscheiden. Die ventralen Längsstämme durchziehen wie überall auch hier den Körper fast in ganzer Länge und setzen sich aus einer größeren Zahl ganglienähnlicher Anschwellungen zusammen; das Gehirn besteht, wie später genauer beschrieben werden soll, aus drei Ganglienpaaren, die in Beziehung zu den Sinnesorganen, den Augen und Sinnesgrüben

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 409—436.

<sup>2</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 401—404. T. XXI, Fig. 5.

<sup>3</sup> UDE, l. c., S. 329—337. T. XXII, Fig. 2 u. 5.

<sup>4</sup> NEPPI, l. c., S. 312—313.

stehen. Gehirn und Längsstämme gehen bei den Süßwassertricliden ohne scharfe Grenze ineinander über, weshalb die Abgrenzung der beiden Teile des Centralnervensystems mit nicht geringen Schwierigkeiten verbunden erscheint. An Stelle des wenig präzisen Kriteriums für diese Abgrenzung, das IJIMA<sup>1</sup> vorgeschlagen hat, gibt BÖHMIG<sup>2</sup> bei den marinen Formen eine sichere Handhabe für die Feststellung der morphologischen Grenze zwischen Gehirn und hinteren Längsstämmen in der Abzweigungsstelle der sog. vorderen Längsnerven. Von diesem Gesichtspunkt aus habe ich das Nervensystem der mir vorliegenden Planarienspecies untersucht. Gerade *Pl. böhmigi* stellte aber in dieser Hinsicht der Untersuchung große Schwierigkeiten in den Weg, weil bei dieser Form die vorderen Längsnerven so dicht unterhalb des Gehirns nach vorn ziehen, daß nur an wenigen günstigen Stellen sich einigermaßen deutliche Bilder ergaben. Dazu tritt noch der nicht einwandfreie Zustand der nervösen Elemente, so daß sich die vorderen Längsstämme nur ungefähr in ihrem hinteren Drittel mit angehender Sicherheit verfolgen ließen, während ihre vorderen Partien keine absolut sicheren Befunde ergaben.

Die Grundgestalt des Gehirns von *Pl. böhmigi* ist ein schiefer Pyramidenstumpf mit etwas ausgehöhlter Vorder- und Hinterbasis, einigermaßen gewölbter Dorsalseite und mehr oder minder platter Ventralfläche. An der Ober- und Unterseite treten leichte mediale Einsenkungen auf. Ähnlich wie bei *Pl. alpina*, *Pl. polychroa* und *Pl. gonoccephala* verbindet eine breite Faserbrücke die linke und die rechte Gehirnhälfte. Vorn und dorsal liegt derselben die erste, mit einem nur spärlichen Zellenbelag versehene bogenförmige Gehirncommissur (Fig. 20, *cd*<sup>1</sup>) auf, die an der Ventralseite eine Konkavität, an der Dorsalseite eine leichte Konvexität besitzt. Die zweite oder mittlere in die Faserbrücke eingelagerte Commissur (*cm*<sup>2</sup>) besteht aus einer mehr dorsalen und einer mehr ventralen Teilcommissur; beide erscheinen aber in ihrem vorderen Abschnitt noch vereinigt, erst in der hinteren Partie tritt der Zerfall in die weitaus mächtigere ventrale und die nur unansehnliche dorsale Teilcommissur ein. Die dritte ventrale und ziemlich unscheinbare Commissur (*cv*<sup>3</sup>) schließt die Fasermasse nach hinten ab, und da sie nicht markant hervortritt, so kann sie leicht übersehen werden.

Aus dem Gehirn gehen jederseits acht Sinnesnerven (*N II—N IX*) hervor, welche sämtlich, abgesehen vom drittletzten (*N VII*), mit je

<sup>1</sup> IJIMA, l. c.

<sup>2</sup> BÖHMIG (3), l. c.

einem Sinnesgrübchen (*sgr*) in Verbindung stehen. Sie sind mit einem Ganglienzellenbelag versehen, weshalb sie schon nach der herkömmlichen Auffassung als Sinnesnerven bezeichnet werden müssen, was in diesem Falle noch dadurch unterstützt wird, daß sie tatsächlich zu Sinnesorganen verlaufen. Einige derselben geben noch Äste ab, die sich im Mesenchym verlieren und sich nicht weiter verfolgen lassen. Ihnen entsprechen acht motorische Nervenpaare (*NvI—NvVIII*), die von der ventralen Fläche des Gehirns ausgehen und in ihrem Verlauf nur etwas mehr nach vorn gebogen sind. Die drei letzten derselben zeigen deutlich jenes eigentümliche Verhalten, welches von BÖHMIG<sup>1</sup> als zweiwurzellig bezeichnet wurde, d. h. es stehen diese Nerven sowohl mit dem Gehirn als mit den vorderen Längsnerven  $\alpha$  in Verbindung. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieses Verhalten auch für die übrigen fünf Paare gilt, doch konnte ich dasselbe hier nicht mit genügender Sicherheit feststellen.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdienen die Nerven I, die etwas konvergierend nach vorn verlaufen und wahrscheinlich in die vorderen Längsnerven übergehen. Die 10—25  $\mu$  dicken, eines Ganglienzellenbelages entbehrenden Nerven haben einen mehr ventralen Ursprung; in dieser Hinsicht ergibt sich also eine Übereinstimmung mit den motorischen Nerven. Die Nerven I lassen sich noch innerhalb des Gehirns als kräftiges, mit den Nerven II gemeinsames Faserbündel bis in die Gegend der ersten Gehirncommissur verfolgen, ein Verhalten, wie es nach BÖHMIG<sup>2</sup> auch die beiden ersten Gehirnnerven von *Procerodes ulvae* usw. aufweisen. Diese Nerven stellen fernerhin die einzigen, nicht zu Sinnesgrübchen ziehenden Gehirnnerven dieser Planarie dar und stehen durch zahlreiche kleinere und größere Faserzüge in Verbindung mit dem ventralen Nervenplexus, der unmittelbar über dem Hautmuskelschlauch gelegen ist.

Wie bereits erwähnt, war der Verlauf der vorderen Längsnerven bei dieser Form, trotz vieler darauf verwandter Mühe, nicht mit voller Sicherheit festzustellen, weshalb die Nerven  $\alpha$  in dem in Fig. 20 gegebenen Schema in ihrem ganzen Verlaufe punktiert eingetragen sind. Diese ungemein zarten Faserzüge ziehen nach ihrem Austritt aus dem Gehirn ( $\alpha u$ ) zunächst unmittelbar unterhalb desselben nach vorn, nehmen an der Bildung der motorischen Nerven teil und streben in leichtem Bogen der Mediane zu, um schließlich zu beiden Seiten derselben gerade nach vorn zu ziehen. Sie scheinen in ihrer distalen Hälfte durch

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 414.

<sup>2</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 412.

vier zarte, in dem Schema ebenfalls punktiert gezeichnete Commissuren verbunden zu sein. Die Commissur *a* ist von der nächstfolgenden *b* ungefähr doppelt so weit entfernt, als der Abstand der Commissuren *b*, *c* und *d* voneinander beträgt.

Von der Dorsalseite des Gehirns gehen die 13—17  $\mu$  dicken Nervi optici (*Nopt*) aus, die bei dieser Form die bedeutende Länge von 355  $\mu$  erreichen. Sie verlassen das Gehirn zwischen dem ersten und zweiten dorsalen Nervenpaar (*Ncd*<sup>1</sup>—*Ncd*<sup>2</sup>) nahe dem letzteren, ein Verhalten, wie es auch die Sehnerven bei *Procerodes ulvae*, *Pl. alpina* und *Pl. polychroa* zeigen, während sie nach UDE<sup>1</sup> bei *Pl. gonocephala* selbst das zweite Dorsalnervenpaar vorstellen sollen. Trotz ihrer unleugbar sensoriiellen Natur haben sie, wie schon BÖHMIG<sup>2</sup> und MICOLETZKY<sup>3</sup> angeben, einen nur spärlichen Ganglienzellenbelag. Ihr Verlauf ist schräg rostrad, sie treten mit ihrem etwas erweiterten Distalende von unten her in den Pigmentbecher der Augen ein.

Unmittelbar der Austrittsstelle der Nervi optici aus dem Centralteil angelagert fand sich eine Anhäufung jener eigentümlichen Zellen, die auch sonst noch im Körper dieser Form anzutreffen waren und über die ich bereits auf S. 556 berichtet habe. Dieselben begleiten in wechselnden Abständen die Sehnerven in ihrem ganzen Verlauf.

Von der Dorsalseite des Gehirns entspringen weiterhin drei dorsale Nervenpaare (*Ncd*<sup>1</sup>—*Ncd*<sup>3</sup>), die im wesentlichen den drei vorhandenen, früher erwähnten Commissuren entsprechen. Das erste 10—14  $\mu$  dicke, dorsale Nervenpaar besitzt einen mehr seitlich gelegenen Ursprung. Die Nerven des zweiten Paares sind die kräftigsten, ihre Durchmesser betragen 17—20  $\mu$ , sie verlassen das Gehirn dicht hinter der Austrittsstelle der Sehnerven, noch etwas weiter lateral als das erste Dorsalnervenpaar. Der Ursprung des dritten, der Rückenfläche zustrebenden Nervenpaares ist der Mediane sehr genähert; in bezug auf seine Dicke ( $d = 14$  bis 17  $\mu$ ) wäre dasselbe zwischen das erste und zweite Paar zu stellen.

Das Vorhandensein der drei Commissuren sowie der drei dorsalen Nervenpaare läßt eine Übereinstimmung besonders mit den Befunden MICOLETZKYS<sup>4</sup> an *Pl. polychroa* und *Pl. alpina* und weiterhin auch BÖHMIGS<sup>5</sup> an *Procerodes ulvae* erkennen und scheint mir auch hier noch anzudeuten, daß trotz der vermehrten Zahl sensibler und motorischer

<sup>1</sup> UDE, I. c., S. 336.

<sup>2</sup> BÖHMIG (3), I. c., S. 413.

<sup>3</sup> MICOLETZKY, I. c., S. 395.

<sup>4</sup> MICOLETZKY, I. c.

<sup>5</sup> BÖHMIG (3), I. c.

Nerven der ursprüngliche Aufbau des Gehirns aus drei Ganglienpaaren fortbesteht.

Die größte Übereinstimmung zeigt *Pl. böhmigi* mit *Pl. polychroa*, insofern die Zahl der Dorsalnerven und Commissuren dieselbe ist und fernerhin auch bei dieser Form Sinnesgrübchen in ähnlicher Weise ausgeprägt sind wie bei *Pl. böhmigi*, nur ist die Zahl hier eine etwas größere; bei *Pl. polychroa* sind deren nur fünf Paare vorhanden, welche von drei Nervenpaaren versorgt werden, und zwar entsprechen dieselben (nach MICOLETZKY Taf. XXI, Fig. 5, *snl*<sup>1</sup>—*snl*<sup>3</sup>) den Nervenpaaren *N VII*—*N IX* des in Fig. 20 gegebenen Schemas. Die eben erwähnten drei Nervenpaare haben einen ausgesprochen lateralen Verlauf. Nerv VII gabelt sich bald nach seinem Austritt aus dem Gehirn; jeder der beiden Teiläste versorgt je ein Sinnesgrübchen.

Nerv II der vorliegenden Form entspricht nach Ursprung und Verlauf dem Nerven II von *Pl. polychroa* nach MICOLETZKY (Taf. XXI, Fig. 5, *N II*), sowie dem gleichnamigen Nerven von *Procerodes ulvae* nach BÖHMIG (Taf. XIV, Fig. 5, 9; *N II*). Der 33  $\mu$  dicke Nerv II gibt bei *Pl. böhmigi* einen 15  $\mu$  dicken, kurzen, gerade nach vorn verlaufenden Ast ab, der sich aber schon nach kurzem Verlauf der Verfolgung entzieht und in dem umgebenden Gewebe sich zu verlieren scheint.

Die etwa 23  $\mu$  dicken Nerven III, welche in einiger Entfernung von ihrer Ursprungsstelle einen schwachen Seitenast abgeben, entsprechen vollkommen den Nerven III bei *Procerodes ulvae* nach BÖHMIG (Taf. XIV, Fig. 5, *N III*), dem dritten Gehirnnervenpaar von *Pl. polychroa* und *Pl. alpina* nach MICOLETZKY (Taf. XXI, Fig. 4 und 5, *N III*), von *Pl. gonocephala* nach UDE (Taf. XXII, Fig. 5, *N III*), die bei den mit Tentakeln ausgestatteten Formen den spezifischen Tentakelnerven darstellen.

Die etwa im Mittel 24  $\mu$  dicken Nerven IV besitzen zwei kleine Seitenäste; sie lassen sich ebenso wie die unverzweigten Nerven V mit den gleichbenannten Nerven am Gehirn von *Procerodes ulvae* und *Pl. polychroa* homologisieren.

Die Nerven VI, deren Durchmesser etwa 21  $\mu$  beträgt, lassen sich mit den entsprechenden Nerven von *Procerodes ulvae* vergleichen, während im Hinblick auf *Pl. polychroa* möglicherweise die *N VI* + *N VII* von *Pl. böhmigi* dem Nerven *snl*<sup>1</sup> MICOLETZKYS entsprechen dürften. Bei Annahme dieser Homologie ist dann die Zahl der von den entsprechenden Nerven versorgten Sinnesgrübchen bei den beiden Species dieselbe.

<sup>1</sup> UDE, l. c., S. 336.

Im wesentlichen ergibt sich auch eine Übereinstimmung der vorliegenden Form mit *Pl. gonocephala*, nur ist bei derselben die Gliederung des Gehirns eine viel reichere.

Die auf der Dorsalseite erheblich mächtigere Rindenschicht an dem Gehirn von *Pl. böhmigi* besteht aus anscheinend ziemlich gleichartigen Ganglienzellen, über die ich bei dem mangelhaften Zustand der nervösen Elemente keine genaueren Angaben zu machen imstande bin. In dem gesamten Centralteil sind reichlich Gliazellen vorhanden, deren intensiv gefärbte, ovoide Kerne sich verhältnismäßig deutlich von denen der Ganglienzellen unterscheiden lassen, und besonders in den Markstämmen ist das von diesen Zellen gebildete Gerüstwerk gut zu erkennen.

Zellige Elemente finden sich außer in der Rindenschichte noch in einem das Gehirn durchsetzenden Zellpfropf vor, der dem von IJIMA, BÖHMIG und MICOLETZKY bei marinen und paludicolen Tricladen als Substanzinsel beschriebenen Gebilde entsprechen dürfte. Derselbe stellt eine Anhäufung von Ganglien- und Bindegewebszellen sowie Muskelfasern dar.

Über die einzelnen Faserzüge innerhalb der Markschicht, von denen die drei Gehirneommissuren bereits erwähnt wurden, vermag ich nach dem vorliegenden Material keine detaillierten Angaben zu machen.

Die im Querschnitt leicht ovalen, hinteren Längsnervenstämme (*Nlv*) setzen sich bei *Pl. böhmigi* nicht scharf vom Gehirn ab und erscheinen im Verhältnis zur Größe des Tieres nicht besonders markant ausgebildet. Sie durchziehen den Körper in ziemlich gerader Richtung und konvergieren, an Größe abnehmend, gegen das Hinterende, ohne sich jedoch zu vereinigen. Die mittlere Entfernung der beiden Markstämmen voneinander beträgt etwa 600  $\mu$ . Die Zahl der in sie eingelagerten Ganglienpaare sowie der stets mit diesen korrespondierenden Lateralnerven (*npsl*) und 8—14  $\mu$  breiten Commissuren (*cmv*) betrug bei dem darauf hin untersuchten Exemplar 66, doch dürften in dieser Hinsicht nicht unbedeutende individuelle Schwankungen vorkommen. Besondere Schwierigkeiten verursachte das Auffinden der meist zarten Dorsalnerven, die bei dieser Form nicht immer sicher und regelmäßig nachweisbar waren. Die Markstämmen besitzen gewöhnlich ein spongiöses Aussehen. Aus ihrem proximalen Abschnitt entspringen jederseits vier Seitensinnesnerven (*snl*<sup>1</sup>—*snl*<sup>4</sup>), die distalwärts allmählich an Stärke abnehmen. Diese nicht mit Sinnesgrüben in Verbindung stehenden Sinnesnerven lassen sich mit den ersten vier der von MICOLETZKY auf Taf. XXI, Fig. 5 seiner Arbeit mit *snl* bezeichneten

Seitensinnesnerven von *Pl. polychroa* homologisieren. Vollkommene Übereinstimmung in der Zahl dieser Seitensinnesnervenpaare ergibt sich zwischen *Pl. böhmigi* und *Pl. neumanni*, für die NEPPI<sup>1</sup> das Vorhandensein von nur vier Seitensinnesnerven anführt.

An Stelle eines dorsalen Längsnerven sowie eines Randnerven finden wir einen diffusen Nervenplexus (*Nmp*).

Was nun das Nervensystem von *Pl. hoernesii* und *Pl. striata* betrifft, so scheint dasselbe demjenigen von *Pl. polychroa* noch um vieles näher zu stehen als das eben beschriebene. Ich kann mich hier daher darauf beschränken, im folgenden auf die wenigen vorhandenen Abweichungen hinzuweisen.

Betrachten wir zunächst *Pl. hoernesii*, so finden wir etwas veränderte Größenverhältnisse. Die Höhe des Gehirns verhält sich zum größten Breitendurchmesser wie 2 : 5. Ungefähr in gleicher Höhe mit den Commissuren gehen drei Paare von Sinnesnerven vom Gehirn aus, welche zu den Sinnesorganen am Stirnrande ziehen und sich an der Basis derselben aufpinseln.

Die 23—25  $\mu$  dicken Nervi optici verlassen das Gehirn zwischen dem ersten und zweiten dorsalen Nervenpaare, aber näher dem ersteren; innerhalb der Markschicht des Gehirns lassen sie sich noch ein Stück weit als distinkte Faserbündel verfolgen.

Die Zahl der von den Markstämmen ausgehenden Seitensinnesnerven beträgt bei *Pl. hoernesii* jederseits neun.

Außer der in der Höhe der mittleren Gehirncommissur auch hier vorhandenen ansehnlichen sog. Substanzinsel sind noch in der Region der dritten Commissur sowie unmittelbar hinter der Faserbrücke einige kleinere derartige Zellkomplexe in die Marksubstanz eingebettet.

Unmittelbar hinter dem Austritt des letzten Seitensinnesnervenpaares aus den ventralen Längsnerven steigt das mächtigste der dorsalen Nervenpaare ( $d = 15 \mu$ ) zur Rückenfläche des Tieres auf. In dem mäßig entwickelten dorsalen Nervenplexus zeichnet sich allerdings jederseits ein Faserzug durch ein etwas bedeutenderes Kaliber aus, doch dürfte derselbe kaum als dorsaler Längsnerv in Anspruch zu nehmen sein.

*Pl. striata* besitzt im Vergleich zu den übrigen Species verhältnismäßig kräftig ausgebildete vordere Längsnerven.

### Sinnesorgane.

Von Sinnesorganen sind bei den hier bearbeiteten Tricladen zu erwähnen 1) die Augen, bezüglich deren ich auf die Untersuchungen

<sup>1</sup> NEPPI, l. c., S. 312.

VON HESSE<sup>1</sup> verweise, da die Lichtsinnesorgane sämtlicher Species sich in den von HESSE für *Pl. polychroa* und verwandte Formen aufgestellten Typus einreihen lassen. Bei allen untersuchten Formen waren zwei Augen vorhanden.

Am weitesten vom Gehirn entfernt sind die in das Mesenchym eingebetteten Augen bei *Pl. pinguis* und *Pl. böhmigi*, etwas mehr genähert sind sie diesem bei *Pl. graffi* und *Pl. hoernesi*; bei *Pl. striata* kommen sie schließlich infolge der äußerst platten Gestalt des Tieres unmittelbar über dem Gehirn zu liegen, ohne daß aber von einem direkten Aufliegen der Augen in bezug auf den Centralteil gesprochen werden kann. Die Zahl der Retinakolben ist für die Kleinheit der Augen, deren größte Durchmesser zwischen 74 und 106  $\mu$  und deren kleinste zwischen 33 und 53  $\mu$  liegen, eine ziemlich ansehnliche. Es sind an ihnen, wenn auch wenig deutlich, zwei Schichten zu erkennen, von welchen die dem mehrzelligen Pigmentbecher zugewandte der Stiftchenkappe der Retina entsprechen dürfte.

2) Die Sinnesgrübchen, bzw. die ihnen entsprechenden rhabditen- und pigmentfreien, etwas modifizierten Stellen am Vorderende. Bevor ich auf die Schilderung dieser Bildungen eingehe, möchte ich nur hervorheben, daß es sich bei den von mir bei *Pl. böhmigi* sowie den übrigen Species als Sinnesgrübchen angesprochenen Gebilden keineswegs immer um deutlich ausgeprägte Grübchen handelt, sondern daß je nach der Intensität der Muskelkontraktionen diese den Eindruck von Grübchen (Fig. 15, *sgr*) oder lediglich von einfachen Sinnesflecken machen. Der Einfachheit der Nomenklatur wegen werde ich im folgenden alle diese am Stirnrande der Tiere befindlichen, rundlichen Bezirke einheitlich als Sinnesgrübchen bezeichnen.

Die jeder Art zukommende verschiedene Anzahl von Sinnesgrübchen wurde bereits bei den Speciesbeschreibungen angegeben. Nur bei *Pl. rava* scheinen, wenigstens nach dem einzigen mir vorliegenden Exemplar zu schließen, diese Sinnesorgane vollständig zu fehlen. Um ein klares Bild von der Lage und Größe dieser von hellen Höfchen umgebenen Grübchen bei den verschiedenen Species zu geben, habe ich in den Fig. 8, 9, 10 und 11 den die Sinnesgrübchen tragenden Stirnrand der Tiere besonders dargestellt. Die eben erwähnte, heller erscheinende Umgebung der Sinnesgrübchen ist einerseits auf das nahezu vollständige Fehlen des Pigmentes zurückzuführen, und andererseits ist vielleicht auch die außerordentlich geringe Zahl der sehr kleinen, regelmäßig angeordneten Stäbchen in dieser Hinsicht von einiger Bedeutung.

<sup>1</sup> HESSE (12), S. 541—546. T. XXVII, Fig. 16.

Die Epithelzellen der Sinnesgrübchen selbst unterscheiden sich von den sie umgebenden Deckzellen durch ihre geringere Höhe, das gänzliche Fehlen von Rhabditen oder Pigment sowie die häufig nicht scharf markierten Zellgrenzen (Fig. 15, *sep*). Das Höhenverhältnis der Sinneszellen zu den umgebenden Epithelzellen variiert je nach den Species; bei *Pl. hoernesii* finde ich das Verhältnis 17 : 21  $\mu$ , bei *Pl. striata* 8,5 : 12,8  $\mu$ , während bei *Pl. graffi* und *Pl. pinguis* die Höhendifferenz ihr Maximum erreicht, so daß hier das Verhältnis 1 : 2 aufgestellt werden muß. Der Durchmesser der basal gelegenen Kerne beträgt ein Drittel, nicht selten sogar die Hälfte der gesamten Zellhöhe. Stets ist ein intensiv färbbarer Nucleolus vorhanden. Der freie Rand der Sinneszellen trägt bei *Pl. hoernesii* kurze, dicke Cilien, bei allen übrigen Formen sind sie länger und zarter, ihre Basalkörperchen bilden eine zarte, dunkle Linie.

Über die Art und Weise des Eintritts der Nervenfasern in die Zellen sowie über ihren Verlauf und die Endigung innerhalb derselben vermag ich in Ermangelung von entsprechend behandelten Präparaten nichts zu berichten. Die unmittelbar unterhalb der Sinnesgrübchen gelegenen Mesenchympartien sind frei von Pigment und werden von zahlreichen Nervenfasern (Fig. 15, *N*) durchsetzt.

Was nun die Frage nach ihrer Funktion betrifft, so sind sie vermutlich dazu bestimmt, die chemische Beschaffenheit des Wassers zu prüfen, weshalb sie im Anschluß an KENNEL<sup>1</sup> und BÖHMIG<sup>2</sup> als Organe des Geschmacksinnes zu deuten sein werden. In dieser Hinsicht würden sie also den Wimperrinnen der Allöocölen und den Wimpergrübchen der Catenuliden sowie insbesondere den etwas mehr dorsal gelegenen Sinnesgrübchen von *Pl. polychroa* entsprechen.

Durch den Besitz so zahlreicher Sinnesgrübchen nehmen die australischen Formen unter den paludicolen Tricladen eine gewisse Sonderstellung ein. Es ergeben sich aber in dieser Hinsicht unverkennbare Beziehungen zu den Sinnesgrübchen der Landtricladen, die ebenfalls stets oberhalb der Drüsenkante gelegen sind, und die auch vom Centralteil aus innerviert werden; andererseits besitzen sie ein eingesenktes Epithel, doch dürfte gerade diesem Umstand keine besondere Bedeutung beizumessen sein. Landtricladen, die mit Grübchen versehen sind, besitzen aber immer auch eine sog. Sinneskante; allerdings erstrecken sich nach GRAFF<sup>3</sup> die Grübchen bei der Gattung *Geoplana*

<sup>1</sup> KENNEL (16), S. 466.

<sup>2</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 436.

<sup>3</sup> GRAFF, l. c.

noch ein ziemliches Stück über die Sinneskante hinaus, während sie bei der Gattung *Choeradoplana* nur wenige Millimeter weiter nach hinten reichen als die Sinneskante; bei den Bipaliiden und Rhynehodemiden besitzen Sinneskante und Sinnesgrübchen nahezu dieselbe Ausdehnung.

In neuerer Zeit hat WILHELMI<sup>1</sup> bei *Pl. gonocephala* ovale, grubenartige Vertiefungen der Haut am Vorderende beschrieben, die er gerade so wie die grubchen- und rinnenförmigen Vertiefungen am vorderen Körperende von *Pl. maculata* Leidy, *Pl. torva* M. Schultze und *Pl. lugubris* O. Schm. als Auricularsinnesorgane bezeichnet. Das Vorhandensein dieser Sinnesorgane vermutet WILHELMI auch bei *Pl. polychroa* und *Pl. olivacea* O. Schm., obwohl die von diesen Species ihm zur Verfügung stehenden Objekte nichts davon erkennen ließen.

Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß es sich hier, wenigstens funktionell, um entsprechende, nur ein wenig anders gelagerte Bildungen handelt. Genauer lässt sich vorderhand darüber nicht sagen, da WILHELMI lediglich auf diese bisher übersehenen Merkmale aufmerksam gemacht hat, ohne über den histologischen Bau dieser Auricularsinnesorgane zu berichten. Er ist der Ansicht, daß es sich um systematisch verwertbare Bildungen handelt.

Mit Rücksicht auf meine Befunde glaube ich, daß diesen am Kopfe auftretenden Sinnesorganen tatsächlich eine gewisse Bedeutung in systematischer Beziehung zukommen dürfte, wie dies ähnlich bei der Sinneskante und den Sinnesgrübchen der Landtricladen der Fall ist.

### Genitalorgane.

Hoden. Die Hoden beginnen dicht hinter den Keimstöcken und erstrecken sich bei *Pl. striata* und *Pl. böhmigi* bis in die Nähe des hinteren Körperendes; in der Gegend des Copulationsapparates enden sie bei *Pl. hoernesii*, und nur bei *Pl. pinguis* reichen sie nicht einmal bis zum Beginne des Pharynx. *Pl. pinguis* zeigt auf dem Querschnitt die geringste Hodenzahl, nur zwei bis drei, während bei *Pl. böhmigi* fünf bis sechs auf einen solchen entfielen; ihre Zahl ist mithin hier erheblich größer. Dorsal vom Darm sind sie bei *Pl. striata* und *Pl. hoernesii* gelegen, ventral von demselben finden wir sie bei *Pl. pinguis*, während sie bei *Pl. böhmigi* sowohl dorsal als ventral vom Verdauungsapparat auftreten. Es muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß man auch bei *Pl. hoernesii* Hodenbläschen zuweilen auf der ventralen Seite antrifft.

<sup>1</sup> WILHELMI (22).

Die Gestalt der Hoden ist im allgemeinen eiförmig, doch finden sich auch etwas unregelmäßig gestaltete und gelappte; das Mesenchymgewebe ist in ihrer Umgebung gewöhnlich pigmentiert, besonders auffällig war dies bei *Pl. striata*. Eine Tunica propria, wie sie auch von der Mehrzahl der Autoren für die paludicolen, maricolen und terricolen Planarien angegeben wird, konnte ich stets deutlich erkennen; bezüglich ihrer Herkunft schließe ich mich denjenigen Autoren an, die in ihr eine bindegewebige Bildung sehen. SCHLEIPS<sup>1</sup> Behauptung, daß den Hoden bei *Pl. gonocephala* eine derartige Tunica propria mangle, ist von UDE<sup>2</sup> für das gleiche Objekt bereits zurückgewiesen worden. Über die Anordnung der vorhandenen zelligen Elemente sei hervorgehoben, daß die äußersten Schichten von Spermatogonien und Spermatoocyten I. O., die inneren von den Spermatoocyten II. O. und den Spermatischen gebildet werden. Leider war der Erhaltungszustand nicht günstig genug, um ein Eingehen auf die Histologie der Keimzellen zu gestatten. An den reifen Spermien läßt sich überall deutlich eine dunkler gefärbte Kopfpattie von dem helleren, langen Schwanzfaden unterscheiden.

An besonders günstigen Schnitten zeigte sich an den einzelnen Hoden eine, je nach der Lage entweder an der Ventral- oder Dorsalseite, zuweilen auch seitlich auftretende, leichte Zuspitzung, die sich in ein mit einem Plattenepithel ausgestattetes Vas efferens fortsetzte. Am deutlichsten waren diese Verhältnisse bei *Pl. hoernesii* zu erkennen, wo sich die Vasa efferentia mit einem zwischen 2,85 und 4,25  $\mu$  schwankenden Durchmesser an die ventrale Wand der dorsal gelegenen Bläschen ansetzen. Es ließen sich diese äußerst zarten und englumigen Gefäße nur schwierig erkennen und nicht in ganzer Länge verfolgen. Sie scheinen hier stets vorhanden zu sein, wenigstens konnte ich nie ein direktes Aufsitzen der Hoden auf den Vasa deferentia konstatieren. Verhältnismäßig weit sind die Vasa efferentia bei *Pl. böhmigi*, ihr Durchmesser schwankt hier zwischen 4 und 6  $\mu$ . Eine auffallende Übereinstimmung in bezug auf die Histologie der Verbindungsstelle der Hoden mit den Vasa efferentia ergibt sich mit den Befunden BÖHMIGS<sup>3</sup> an *Procerodes ulvae* und MICOLETZKYS<sup>4</sup> an *Pl. alpina*. Da, wo die Vasa efferentia die Hoden verlassen, wölben sich polsterförmige Epithelzellen, die Träger zarter Cilien, gegen das enge Lumen der

<sup>1</sup> SCHLEIP (19), S. 135.

<sup>2</sup> UDE, l. c., S. 345.

<sup>3</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 447, T. XV, Fig. 4.

<sup>4</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 414.

Gänge vor. Gewöhnlich finden sich an diesen Stellen noch Anhäufungen von Epithelkernen. Weniger deutlich, aber immerhin bei genauerem Zusehen erkennbar, waren diese cilientragenden Zellen bei sämtlichen untersuchten Formen.

Nicht unerwähnt möge bleiben, daß SCHLEIP<sup>1</sup> bei Süßwassertricladien die Existenz mit einer Wandungsschicht versehener Vasa efferentia entschieden leugnet; er sieht nur gangförmige, wandungslose Mesenchymrüben, die mit den einzelnen Hoden kommunizieren; diese Angaben haben aber bis jetzt von keiner andern Seite Bestätigung erfahren, sie sind vielmehr von UDE<sup>2</sup> direkt widerlegt worden. Wie später ausführlich berichtet werden wird, fehlten bei *Pl. graffi* die Hoden gänzlich.

Vasa deferentia. Die dorsal und etwas median von den ventralen Längsstämmen unter leichten Biegungen, Krümmungen und Kaliberschwankungen verlaufenden Vasa deferentia beginnen rostrad in dem Gebiet der vordersten Hoden und lassen sich bei *Pl. böhmigi*, *Pl. striata* und *Pl. graffi* noch caudad über die Region des Penis hinaus bis nahe zur hinteren Körperspitze verfolgen. Am leichtesten zu erkennen sind sie in der Pharyngealgegend, wo sie häufig prall mit Sperma erfüllte, sog. falsche Samenblasen bilden und wo sich nicht selten ihr Lumen auf mehr als das Zehnfache des normalen Querschnittes erweitert. Die beiden Gänge münden, in der Mediane einander zutrebend, getrennt in das Copulationsorgan ein, um entweder in eine Vesicula seminalis einzutreten, oder, wie bei drei der untersuchten Formen, sich direkt zu einem Ductus ejaculatorius zu verbinden.

An einigen guten Schnitten waren an den Verbindungsstellen der Vasa deferentia mit den Vasa efferentia cilientragende Epithelzellen zu beobachten, die den an den Übergangsstellen der Hoden in die Vasa efferentia beschriebenen gleichen. Die Wandung der Vasa deferentia bildet ein die Fortsetzung der Tunica propria der Testes vorstellendes, im allgemeinen plattes, stellenweise kubisches, kernführendes Epithel, auf das nach außen meistens zarte Ringfasern folgen. Bei *Pl. pinguis* ist dieses Epithel durchweg kubisch, und seine ovalen Kerne erreichen die gleiche Höhe wie die Zellen selbst.

Erwähnen möchte ich eine bei dieser Form gefundene Besonderheit in bezug auf das Eintreten der Vasa deferentia in das männliche Copulationsorgan, wiewohl es sich hier möglicherweise nur um eine individuelle Variante handeln kann. Während nämlich das linke Vas

<sup>1</sup> SCHLEIP, l. c., S. 135.

<sup>2</sup> UDE, l. c., S. 345.

deferens direkt in den Bulbusteil des Penis eintrat, wendete sich das rechte etwas seitlich über dem Bulbus zuerst der Dorsalseite zu, bog aber alsbald gegen die Ventralseite, um sich im peripheren Teil des Bulbus mit dem Vas deferens der andern Seite zu dem Ausspritzungskanal zu vereinigen. Auffallend ist im Vergleich zu den übrigen untersuchten Species das vollkommene Fehlen von falschen Samenblasen bei dieser Planarie sowie überhaupt die geringen in den Vasa deferentia enthaltenen Spermanengen.

Bei *Pl. böhmigi* und *Pl. graffi* findet sich außer den Ringmuskeln noch eine im ganzen Verlauf deutlich sichtbare Schicht zarter Längsmuskeln. Besonders markiert durch einen Pigmentmantel sind die falschen Samenblasen von *Pl. striata*, die insbesondere ventral von Pharynx und Uterus auftreten und einen Durchmesser von  $135\ \mu$  und darüber erreichen, während die Weite der Vasa deferentia kurz vor ihrem Eintritt in den Penis bloß  $12,5\ \mu$  beträgt. Die bei *Pl. graffi* trotz des oben erwähnten Fehlens von Hoden noch gut ausgebildeten, reichlich mit Sperma erfüllten Vasa deferentia rücken in der Pharyngealregion stark dorsal und verlaufen hier unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauch. Die Weite des Lumens schwankt zwischen  $10$  und  $16\ \mu$ , bei einem Durchschnittsdurchmesser von  $14\ \mu$ .

Stellenweise treten bei *Pl. hoernesii* die falschen Samenblasen so nahe an die Oviducte heran, daß sie sich mit diesen zu verbinden scheinen; Untersuchungen mit stärkerer Vergrößerung lehren aber, daß es sich hier keinesfalls um eine Kommunikation zwischen den Ausführungsgängen der männlichen und weiblichen Gonaden handelt; es erfolgt lediglich ein außerordentlich enges Aneinanderlegen der beiden Gangdurchschnitte ohne irgendwelche Verbindung.

Keimstöcke. Die beiden oviden Keimstöcke liegen bei den hier untersuchten Planarienspecies im allgemeinen zwischen dem zweiten und dritten Divertikelpaar des vorderen, unpaaren Darmastes; Abweichungen von dieser Regel scheinen nur bei *Pl. pinguis* und *Pl. graffi* vorzukommen, insofern sich die weiblichen Gonaden nach den mir vorliegenden Längsschnittserien (Querschnitte standen mir von diesen beiden Formen nicht zur Verfügung) hier zwischen dem ersten und zweiten Darmdivertikelpaar finden. Kleine, vermutlich individuelle Besonderheiten wies der rechte Keimstock der *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* auf, bei erstgenannter Form erstreckte er sich noch etwas caudad über das dritte Divertikelpaar, während er bei *Pl. böhmigi* schon etwas vor dem zweiten Divertikelpaar begann.

Stets liegen die Keimstöcke in unmittelbarer Nähe der ventralen

Längsnerven, und zwar sind sie diesen bei *Pl. hoernesii*, *Pl. striata* und *Pl. böhmigi* direkt aufgelagert; etwas gegen die Medianebene verschoben finden wir sie bei *Pl. pinguis*. Das gleiche gilt für *Pl. graffi*, doch sind sie hier der Dorsalseite ein wenig mehr genähert. Die Längsachse der Keimstöcke ist im allgemeinen derjenigen des Tieres parallel gerichtet, mit Ausnahme von *Pl. graffi*, wo sie auf letzterer normal steht. Da die besten Präparate von weiblichen Keimdrüsen sich auf *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* beziehen, sollen bei der Beschreibung vornehmlich diese Formen berücksichtigt werden.

Die äußerste Schicht der Keimstöcke bilden platte Zellen mit flachen Kernen, die jedoch an der Ventralseite ungemein zart und nur schwer wahrnehmbar sind. Diese Zellen entsenden zarte Fortsätze gegen die Ausläufer der Stromazellen und bilden mit diesen feine Anastomosen, wodurch ein spongiöses Gerüstwerk entsteht, in dessen Maschenräume die Keimzellen eingebettet sind. Das Plasma der verästelten, nur schwach tingierbaren Stromazellen ist von faseriger Struktur; jede Zelle führt einen intensiv färbbaren, ovoiden Kern, der meistens wieder einen Nucleolus beherbergt. Die Keimzellen selbst färben sich bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin intensiv blau und zeigen je nach dem Stand ihrer Entwicklung ganz verschiedene Größenverhältnisse. Ihr Plasmakörper ist von körniger Beschaffenheit und bietet bei dem etwas ungünstigen Erhaltungszustand keinerlei weitere Differenzierung. Die ansehnlichen, im Durchmesser 5,7—17  $\mu$  betragenden Kerne nehmen nur geringe Farbstoffmengen auf und enthalten ein oder zwei sich intensiv violett färbende Nucleolen. An der Peripherie der Keimstöcke liegen die kleineren Keimzellen, während die größeren die centralen Lückenräume erfüllen.

An einigen besonders gut erhaltenen weiblichen Geschlechtszellen von *Pl. böhmigi* ließ sich unmittelbar um den Kern eine konzentrische Schichtung des Plasmas erkennen, während die peripheren Partien deutlich granuliert erschienen. Häufig treten hier unregelmäßig im Plasmakörper zerstreute, aus einer homogenen Substanz bestehende Gebilde auf, welche sich mit Eosin stark färben; es dürfte sich um Dottersubstanz handeln, da sich gleiche Kügelehen in jungen Dotterzellen vorfinden. Den Keimstöcken kommt keine Eigenmuskulatur zu, es legen sich nur stellenweise zarte, dorsoventral verlaufende Fasern an ihre Wandung an.

Es erübrigt mir noch, einer für paludicole Tricladen äußerst seltenen Erscheinung zu gedenken, nämlich dem Auftreten von versprengten Keimzellen bei *Pl. pinguis*. Bei dieser Form fand ich hinter dem

linken Keimstock zwei hintereinander gelegene, kleine Zellgruppen, die in ihrem Bau vollkommen den weiblichen Gonaden gleichen und größtenteils Keimzellen von ansehnlicher Größe in ihrem Innern bargen. Sie lagen den ventralen Längsstämmen unmittelbar auf, und die Entfernung des mehr rostrad gelegenen Zellhäufchens von dem linken Keimstock betrug  $230 \mu$ , die des mehr caudad gelegenen  $874 \mu$ . Beide waren von ovoider Gestalt und ihre Längsachse war derjenigen der Keimstöcke parallel; ihre Größe betrug nur ein Achtel bis ein Sechstel der weiblichen Gonaden, und zwar war die mehr caudad gelegene Zellgruppe die ansehnlichere. In bezug auf den linkseitigen Oviduct lagen sie etwas median und dorsal, eine Verbindung mit demselben durch Bindegewebsfasern, wie sie z. B. BUSSON<sup>1</sup> für die Nebenkeimstöcke der *Geoplana bogotensis* Graff angibt, war hier nicht vorhanden. Desgleichen fehlte auch ein Zusammenhang mit dem Keimstock oder der beiden Häufchen untereinander, auch findet sich keinerlei Andeutung eines Ausführanges.

Während die histologische Beschaffenheit dieser Gebilde es bis zu einem gewissen Grade rechtfertigen würde, sie als Nebenkeimstöcke zu bezeichnen, so scheint mir doch zufolge der Asymmetrie ihrer Lage sowie mangels irgendwelcher Ausführwege die Auffassung derselben als versprengte Keimzellen den tatsächlichen Befunden besser zu entsprechen. Auf einigen Schnitten erschienen diese Zellhaufen vollständig in Dotterzellen eingebettet, die das im übrigen in der Umgebung vorhandene Mesenchym ganz verdrängt hatten.

Für *Geoplana bogotensis* wurden solche Bildungen von BUSSON<sup>2</sup> genauer beschrieben, der ihnen die Bezeichnung Nebenkeimstöcke gibt, doch scheinen keine genügenden Anhaltspunkte für eine tatsächliche Funktion vorzuliegen. BENDL<sup>3</sup> führt solche in großer Zahl auftretende versprengte Keimzellen für *Rhynchodemus schmardai* Graff an, findet aber keinerlei Verbindung mit den Oviducten.

Bei Süßwasserplanarien wurden sie meines Wissens bis jetzt nur von CURTIS<sup>4</sup> bei *Pl. simplissima* Curtis gefunden, wo jederseits ein wenig medial und caudad von den eigentlichen weiblichen Gonaden ein Häufchen typischer Keimzellen gelegen war, das aber weder mit den Keimstöcken selbst, noch mit den Oviducten irgend eine Verbindung aufwies.

<sup>1</sup> BUSSON (5), S. 418.

<sup>2</sup> BUSSON, l. c., S. 418.

<sup>3</sup> BENDL (1), S. 313.

<sup>4</sup> CURTIS (7), S. 453—454. Taf. XXXI, Fig. 1.

Oviducte. Die Eileiter beginnen bei *Pl. hoernesii* noch vor den Keimstöcken, während sie bei den übrigen Arten zugleich mit diesen auftreten. Bei *Pl. hoernesii*, *Pl. graffi* und *Pl. striata* verlaufen sie ziemlich genau über den ventralen Längsstämmen, nur rücken sie in der Pharyngealregion etwas gegen die Mediane, bei *Pl. striata* und bei *Pl. graffi* ließ sich in derselben Gegend eine Verschiebung in dorsaler Richtung konstatieren; durchweg median von den Längsnerven kommen sie bei *Pl. böhmigi* und *Pl. pinguis* zu liegen. Ihr kreisförmiger oder leicht ovaler Querschnitt variiert zwischen  $3\ \mu$  (*Pl. striata*) und  $26\ \mu$  (*Pl. pinguis*). Der mittlere Abstand der Oviducte von den ventralen Längsnerven bewegt sich in Grenzen von  $25$ — $60\ \mu$ . Bei *Pl. hoernesii* und *Pl. böhmigi* vereinigen sie sich zu einem längeren oder kürzeren Drüsengang, bei *Pl. striata* zu einem unpaaren drüsenfreien Oviduct, der eine Länge von  $78\ \mu$  erreicht; bei *Pl. graffi* und *Pl. pinguis* münden sie getrennt in den weiblichen Vorhof ein.

Kubische, cylindrische, selten platte Zellen bilden die Wandung, nur bei *Pl. pinguis* liegen die ansehnlichen Zellkerne in den Epithelzellen selbst, während bei allen übrigen Formen ein eingesenktes Epithel auftritt, dessen kernführende Teile auf Querschnitten den Gang rosettenförmig umgeben. Die Epithelzellen des Oviductes sitzen einer feinen Basalmembran auf und tragen zarte Cilien, deren Länge bei den verschiedenen Species etwas variiert und die stets am deutlichsten, allerdings nur stellenweise, in den distalen Abschnitten der Gänge, zu erkennen waren und so gerichtet sind, daß sie ein etwaiges Zurückgleiten der Eier gegen den Keimstock verhindern. Die sehr langen und zarten Cilien in den Oviducten von *Pl. hoernesii* zeigten die bekannte spiralförmige Einrollung.

Bei sämtlichen Formen fand ich eine aus circulären und longitudinalen Fasern bestehende Eileitermuskulatur, die bei *Pl. hoernesii* kräftig entwickelt, bei den übrigen Formen hingegen gerade noch konstatierbar ist. Bei *Pl. böhmigi* scheinen die Ring-, bei *Pl. pinguis* die Längsfasern in Wegfall gekommen zu sein.

Dieselben Epithel- und Muskelverhältnisse wie die Oviducte zeigen die aus der Vereinigung der paarigen Eileiter hervorgegangenen, unpaaren Endabschnitte bei *Pl. böhmigi* und *Pl. striata*. Die in der Umgebung des unpaaren Oviductes (Fig. 25, *eid*) von *Pl. striata* gelegenen eosinophilen Drüsen (*edr'*) ergießen ihr Secret nicht in den Gang, ihre Ausführgänge durchbohren vielmehr das Epithel des Atriums in der Umgebung der Einmündungsstelle des unpaaren Oviductes in den Vorhof.

Die Verbindung der Keimstöcke mit den Oviducten gestaltet sich

nach den Species etwas verschieden. Die deutlichsten Bilder erhielt ich bei *Pl. hoernesii*. Die Oviducte legen sich an der Übergangsstelle der lateralen in die ventrale Fläche der Keimstöcke innig an dieselben an, es besteht aber keine Kommunikation zwischen dem Lumen der Gänge und den Gonaden; wir finden vielmehr an der betreffenden Stelle einen zelligen Verschlußapparat ausgebildet, der in seinem Bau Übereinstimmung mit der Verschlußplatte der *Procerodes*-Arten (BÖHMIG<sup>1</sup>) erkennen läßt, ein Verhalten, wie es auch von MICOLETZKY<sup>2</sup> für *Pl. alpina* angegeben wird.

Der Verschlußapparat wird von zwei Zellplatten gebildet, welche aus langgestreckten, paarweise angeordneten Zellen bestehen, die sich mit ihren freien Enden berühren. Die Form dieser Zellen ist ein langgezogenes Oval, ihre Länge variiert zwischen 31 und 35,5  $\mu$ , bei einer Breite von 14—20  $\mu$  und einem Kerndurchmesser von 2,8 bis 4,3  $\mu$ . Das Plasma dieser sich nur schwach tingierenden Zellen ist von engwabiger Struktur, der intensiv blau gefärbte Kern birgt stets einen Nucleolus. Zarte, circuläre Muskelfasern umspinnen den Verschlußapparat. Bemerkenswert scheint mir, daß die an diesen sich unmittelbar anschließenden Zellen des Oviductes im Vergleich zu den typischen Epithelzellen nahezu deren doppelte Größe erreichen, was den Gedanken nahe legt, daß möglicherweise diese modifizierten Zellen bestimmt sind, etwa zugrunde gehende Verschlußzellen zu ersetzen.

Zur Ausbildung einer Verschlußplatte im Sinne BÖHMIGS kommt es auch bei *Pl. böhmigi* und *Pl. pinguis*. Bei ersterer Form beteiligen sich aber an der Bildung der Platte nur vier bis fünf langgestreckte, schmale Zellen. Die Oviducte sind hier kurz vor ihrem vorderen Ende ampullenförmig erweitert und legen sich wie in allen übrigen Fällen an die ventrolaterale Wand der Keimstöcke an.

Etwas abweichend gebaut erscheint dieser Verschlußapparat bei *Pl. striata*, wo er unmittelbar über den ventralen Längsnerven zu liegen kommt. Er stellt eine ovale Platte dar, deren Durchmesser 64 bzw. 85  $\mu$  betragen, und deren cylindrische etwa 35,5  $\mu$  hohe, radiär angeordnete Zellen einen reich vacuolisierten Plasmakörper besitzen und sich mit ihren etwas verschmälerten Enden berühren. Nach außen wird die Verschlußplatte von einer dicken Pigmentschicht umhüllt, die sich teilweise auch zwischen die einzelnen Zellen hinein fortsetzt.

Bei *Pl. graffi* scheint es nicht zur Differenzierung einer besonderen Verschlußplatte zu kommen.

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), l. c., S. 461. T. XV, Fig. 14.

<sup>2</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 416.

Wie schon BÖHMIG<sup>1</sup> hervorhebt, machen diese Bildungen den Spermien den Eintritt in den Keimstock unmöglich; in den Präparaten fanden sich Bündel von Samenfäden im Proximalteil der Oviducte und unmittelbar an der Verschlußplatte, ohne daß jemals Spermien bis in die weiblichen Gonaden eingedrungen wären. Zur Zeit der Eireife dürften diese Verschlußzellen Veränderungen erleiden, die den Eiern den Durchtritt in die Oviducte ermöglichen, oder es werden sich die reifen Eier einfach durch die Zellplatte hindurchzwängen.

Fast in ihrem ganzen Verlaufe sind die Oviducte geradezu in die Zellmassen der Dotterstöcke eingebettet, und in vielen Fällen sind es kürzere oder längere Röhren, sog. Dottertrichter, die den Zusammenhang vermitteln. Häufig aber sitzen die Dotterstöcke den Eileitern direkt auf, so daß eigentlich nicht mehr von besonderen Dottertrichtern die Rede sein wird, es handelt sich vielmehr um einfache Dotterpforten, durch die das Nährmaterial hindurchtreten kann. Eine offene Verbindung zwischen Dotterstöcken und Oviducten scheint nur im Stadium voller Geschlechtsreife zu bestehen, denn ich fand wiederholt Stellen, wo die Dottertrichter durch besondere Verschlußzellen gegen das Lumen der ausführenden Gänge abgeschlossen waren. An den Verbindungsstellen mit den Dotterstöcken treffen wir in den Oviducten nicht selten Anhäufungen von Spermien. Erwähnt möge noch werden, daß sich bei *Pl. pinguis* die Ausführgänge eosinophiler Drüsen vereinzelt in das Lumen der Oviducte zu öffnen scheinen.

Dotterstöcke. Die Dotterstöcke waren bei den meisten der untersuchten Exemplare voll entwickelt und beanspruchen in diesem Zustande nicht nur einen großen Teil des Raumes der Septen, sie dringen auch in die interseptalen Partien ein und breiten sich hier zwischen, unter und über den Darmästen aus, soweit sie nicht durch andre Organe daran gehindert werden. Sie beginnen im allgemeinen schon vor den Keimstöcken, nur bei *Pl. graffi* treten sie in gleicher Höhe mit jenen auf, was aber möglicherweise mit den bei dieser Planarie konstatierten, vermutlichen Rückbildungserscheinungen in Zusammenhang steht, also nicht das normale Verhalten kennzeichnen würde. Bei dem einen Exemplar waren die Dotterstöcke noch mäßig entwickelt, während bei dem andern nur wenig mehr von ihnen zu erkennen war.

Mit Ausnahme von *Pl. böhmigi* und *Pl. graffi*, bei welchen sich die Dotterstöcke caudad nur bis in die Gegend des Genitalporus erstrecken, ziehen sie bis nahe an das hintere Körperende. Diese am meisten caudad

<sup>1</sup> BÖHMIG (3), I. c., S. 461.

gelegenen Dotterstockpartien stehen möglicherweise durch einen zarten Dottergang (eine Fortsetzung des Oviductes?) mit den nicht so weit nach hinten reichenden Oviducten in Verbindung; doch gelang es mir infolge der Zerreißen und Zerstörungen in den Geweben nicht, diese Gänge, deren Vorhandensein äußerst wahrscheinlich ist, aufzufinden.

Der histologische Bau der Dotterstöcke ist ein sehr einfacher. Sie entbehren einer Tunica propria und sind direkt in das Mesenchym eingelagert. Zwischen den einzelnen, ziemlich dicht gelagerten Dotterzellen fehlt ein bindegewebiges Reticulum. Die meist ovoiden Zellen zeigen verschiedene Größe und wechselnden Dottergehalt; so betragen z. B. die Durchmesser der größten Zellen 36 und 64  $\mu$ , die des dieser Zelle zugehörigen Kernes 9 und 14  $\mu$ . Nicht selten enthielt eine Zelle mehrere kleine Kerne, von denen jeder wieder ein bis drei exzentrische Nucleolen beherbergte. Zahlreiche stark lichtbrechende Dotterkugeln erfüllen das Innere der Zellen und vereinzelt treten helle Flecken auf, die vermutlich auf im lebenden Tier vorhanden gewesene Fettröpfchen zurückführbar sind.

Copulationsapparate. *Pl. hoernesii*. Das mit der Geschlechtsöffnung beginnende Atrium genitale weist keinerlei Besonderheiten auf und, wie ein Blick auf das in Fig. 21 gegebene Schema lehrt, gliedert sich das Atrium genitale in ein vorderes größeres Atrium masculinum (*atm*) und ein kleineres Atrium genitale commune (*atgc*), in welches der Uterusgang (*utd*) und Drüsengang (*drd*) einmünden. Rings um die Geschlechtsöffnung durchbohren zahlreiche mit eosinophilem Secret erfüllte Drüsenausführgänge (*edr*) die Wandung des Körpers.

Der mächtige, ziemlich steil gestellte Penis hat die Gestalt eines abgestumpften Kegels (Fig. 21) und ist etwas höher als lang. So ergaben z. B. Messungen an Längsschnitten folgende Werte: Höhe des Penis 653  $\mu$ , Länge desselben 508  $\mu$ . Charakteristisch für das männliche Copulationsorgan dieser Planarie ist das Auftreten von verschieden tief in das Organ einschneidenden Falten, wie am besten aus den in Fig. 23 und 24 abgebildeten Querschnitten ersichtlich ist; die Zahl sowie die Tiefe dieser Falten zeigt allerdings bei den beiden untersuchten Individuen nicht unwesentliche Verschiedenheiten. Ein Vergleich des in Fig. 21 vorliegenden, schematisierten Längsschnittbildes mit den Querschnittbildern Fig. 23 und 24 veranschaulicht dies ohne weiteres. Eine Betrachtung von Fig. 21 und 23 läßt zunächst eine vom Ductus ejaculatorius (*de*) durchbohrte Penispapille (*pap*) erkennen, die von einer mächtigen inneren Penisscheide (*if*) umgeben ist, an welche

sich nach außen eine kräftig entwickelte (Fig. 23 und 24) äußere Penisscheide anschließt (*af*). Bemerkenswert erscheint das Verhalten der inneren Penisscheide (*if*), die, wie aus Fig. 24 deutlich hervorgeht, einer Spaltung in eine größere, centraler gelegene Falte (*if'*) und eine kleinere, nach außen sich anschließende Falte (*if''*) unterliegt. Die verschiedene Größe der korrespondierenden Falten, sowie insbesondere die auf der rechten Seite des Querschnittsbildes unvollständig erscheinende Spaltung von *if* in die beiden Teilfalten *if'* und *if''*, dürfte auf die etwas schiefe Schnittrichtung zurückzuführen sein. Von der mächtig entwickelten Muskulatur werden für die Bildung der Falten im vorliegenden Falle die im Schema mit *dvp* bezeichneten, parallel zur Achse des Organs verlaufenden, doch ein wenig fächerförmig auseinander strahlenden Fasern in Betracht kommen; kontrahieren sich diese, so werden je nach der Intensität der Kontraktion die Falten mehr oder weniger markant hervortreten. Ich möchte darauf hinweisen, daß in der schematischen Fig. 21 Ansätze leichter Faltenbildungen bei den mit  $\times$  bezeichneten Stellen zu erkennen sind, wodurch das Vorhandensein der in Fig. 23 und 24 so markant ausgeprägten, äußeren Penisscheide auch hier angedeutet wird. Durch stärkere Kontraktion der dahinziehenden Muskeln würden diese Falten natürlich bedeutend vertieft erscheinen.

Man könnte allerdings im ersten Augenblicke geneigt sein zu meinen, daß es sich um zwei verschiedene Species handle, allein die vollständige Übereinstimmung im Exterieur sowie in der sonstigen Organisation haben mich von diesem Gedanken abgebracht, und außerdem dürften die bestehenden Verschiedenheiten sich in der oben angedeuteten Weise erklären lassen.

Der Penisbulbus ist von sehr geringer Größe, fast eben nur angedeutet; das ganze Organ wird im wesentlichen von dem frei in das Atrium ragenden Penis im engeren Sinne gebildet. In seinem Centralteil wird der letztere, der hier fast allein in Betracht kommt, vom Ductus ejaculatorius (*de*) durchzogen, der sich ungefähr in halber Höhe etwas erweitert (Messungen ergeben eine Weite von etwa  $88 \mu$ ), doch liegt ihrer unscharfen Begrenzung wegen kein Grund vor, diese Erweiterung als eine Vesicula seminalis aufzufassen. Das Epithel des Ausspritzungskanals ist kubisch, daran schließt sich nach außen je eine Schicht von Ring- (*rmi*) und Längsmuskeln (*lmi*).

Die sonst vorhandene Muskulatur ist außerordentlich kräftig entwickelt; nach innen von dem alle Übergänge eines typischen Cylinder- zu einem Plattenepithel aufweisenden Penisepithel (*pep*) bemerken wir eine sehr kräftig entwickelte Ringmuskulatur (*rme*), welche gegen die

Penisbasis an Mächtigkeit bedeutend zunimmt und hier alsdann in die schwächere Ringmuskulatur (*rm*) des Atrium genitale übergeht. Dann folgen die ebenfalls an der Penisbasis stark ausgebildeten Longitudinalfasern (*lme*), die zum Teil in die Längsmuskulatur (*lm*) des Atrium genitale, zum Teil in die Bulbusmuskulatur (*bum*) übergehen; die letztere besteht aus einem Muskelgeflechte, das von den eben erwähnten Elementen und von der Atriummuskulatur entstammenden Fasern gebildet wird.

In dem Mesenchymgewebe, welches zwischen den genannten Muskeln und der Muskulatur des Ductus ejaculatorius gelegen ist, finden wir einmal die früher bereits erwähnten, mit *dvp* bezeichneten Fasern und fernerhin Radiärmuskeln (*rdm*).

In schematischer Weise sind alle diese Muskeln in der Fig. 21 dargestellt, die Querschnittsbilder (Fig. 22 und 23) aber zeigen, in wie komplizierter Weise sie sich durchflechten. Die Drüsen des Penis (*pdr*) liegen in der Umgebung desselben. Ihre Ausführungsgänge münden, wie Fig. 21 zeigt, hauptsächlich ventral dicht am Seitenrande aus. An einer scheinbar ganz andern Stelle finden wir ihre Ausmündungen an den Querschnitten (Fig. 23 und 24), und zwar auf der Innenfläche der inneren Penisscheide (*if'*). Diese Verschiedenheiten finden ihre Erklärung in dem, was früher über die Faltenbildungen gesagt wurde. Es würden mithin die am Längsschnitt auf *if* ausmündenden, den an den Querschnitten auf *if'* sich nach außen öffnenden Drüsen entsprechen. Ihr Secret ist ziemlich grobkörnig und eosinophil.

Der sog. Uterus stellt bei dieser Form einen länglichen, ziemlich unregelmäßigen, mit zahlreichen tiefen und seichterem Einbuchtungen und Falten versehenen Sack dar, der zwischen dem Penis und der Pharyngealtasche, wie ganz allgemein bei den Paludicolen, gelegen ist (Fig. 21, *ut*). Seine Auskleidung bildet ein mächtiges Drüsenepithel, an das sich nach außen zarte Ring- und Längsmuskeln schließen. Spermien habe ich im Uterus nicht gefunden.

An seinem hinteren Ende setzt sich der Uterus in den sog. Uterusgang (*utd*) fort, dessen Lumen von wechselnder Weite stellenweise einen Querdurchmesser bis zu 140  $\mu$  erreicht. Dieser Gang wendet sich in leichtem Bogen der Ventralseite zu und öffnet sich dicht über der Geschlechtsöffnung (*pg*) in die Hinterwand des Atriums. Unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Uterus wird er von einem platten Epithel ausgekleidet, das allmählich in ein kubisches und dieses wieder in ein cylindrisches übergeht; letzteres geht im distalen Abschnitt des Ganges wiederum in ein kubisches über. Die Muskulatur des Uterus setzt sich

auf den Gang fort. In seinem ganzen Verlauf begleiten den Uterusgang einzellige Drüsen (*cdr'*), die ein eosinophiles Secret liefern und deren Ausführgänge sich teils in den Gang selbst öffnen, teils aber zu dem unten zu besprechenden Drüsengang (*drd*) ziehen. In der Umgebung besonders der distalen Hälfte des Uterusganges fallen auf den ersten Blick riesige Anhäufungen von Zellen auf, die allerdings zum großen Teil aus den bereits oben erwähnten einzelligen Drüsen bestehen, während ein kleinerer Teil als Myoblasten aufzufassen sein dürfte, wenn auch die sichere Unterscheidung dieser beiden Elemente bei dem mangelhaften Erhaltungszustand nicht immer möglich ist.

Unterhalb der Einmündungsstelle des Uterusganges öffnet sich der Drüsengang in das Atrium. Dieser hat eine Länge von etwa  $286 \mu$  und geht aus der Vereinigung der beiden Oviducte (*ovd*) hervor. Er wird von einem kubischen Epithel ausgekleidet, an das sich nach außen je eine Schicht von Ring- und Längsfasern anschließt, die in den distalen Partien des Ganges bedeutend verstärkt ist.

Die Ausführgänge (*drdda*) einzelliger, eosinophiles Secret secernierender Drüsen treten massenhaft vornehmlich von den Seiten her an den Gang heran.

*Pl. striata*. Das Atrium genitale zeigt hier ebenfalls eine deutliche Scheidung in ein Atrium masculinum (Fig. 25, *atm*) und ein Atrium genitale commune (*atgc*). In das letztere mündet von vorn her das Atrium masculinum, von der Dorsalseite her der Uterusgang (*utd*) ein. Die Oviducte (*ovd*) öffnen sich durch einen kurzen, unpaaren Gang (*eid*) in den Endabschnitt des Uterusganges.

Die Auskleidung des Atriums bildet ein mit großen Kernen versehenes Drüsenepithel, an das sich einige wenige Ring- und Längsmuskelschichten schließen, die am Genitalporus (*pg*) eine geringe Verstärkung erfahren und sich auf die Ventralfläche des Körpers umschlagen. In der Umgebung des Genitalporus münden die Ausführgänge von ventral gelegenen, einzelligen Drüsen, die ein eosinophiles Secret erzeugen, aus (*edr*).

Das männliche Copulationsorgan dieser Planarie stellt einen einfachen, nur unbedeutend gegen die Körperachse geneigten Kegel dar, dessen Bulbus wie bei der vorhergehenden Form außerordentlich reduziert ist (Fig. 25). Seine Länge beträgt etwa  $310 \mu$  bei einer Höhe von  $205 \mu$ . In Lage, Gestalt und histologischen Details zeigt der Penis von *Pl. striata*, wie überhaupt der gesamte Copulationsapparat, große Übereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie von BÖHMIG<sup>1</sup> für *Pl. dubia* Borelli beschrieben und abgebildet worden sind.

<sup>1</sup> BÖHMIG (2). S. 15–18. T. II. Fig. 34.

Der Penis von *Pl. striata* ist an seiner Oberfläche von einem kubi-  
schen, stellenweise cylindrischen Epithel überzogen, dessen Zellen zum  
Teil eingesenkt sind. Auf der Spitze des Kegels öffnet sich der Aus-  
spritzungskanal (*de*) in das Atrium. Der Ductus ejaculatorius ist  
ziemlich eng und erweitert sich nach vorn hin etwas; die Vasa de-  
ferentia (*vd*) münden von den Seiten her in die vordere, etwas erweiterte,  
von einem hohen cylindrischen Epithel ausgekleidete Partie.

Die Muskulatur des Penis ist hier auffallend gering entwickelt;  
unter dem äußeren Epithel liegt eine dünne Schicht von Ring- (*rme*)  
und eine von Längsmuskeln (*lme*). Außer den letzteren durchziehen  
den Penis einzelne Längsfasern (*dvp*) bzw. Bündelchen von solchen,  
die gleich einem Teile der mit *lme* bezeichneten Muskeln und weiterhin  
einem Teile der Längsmuskulatur des Atriums (*lm*) an der Herstellung  
der Bulbusmuskulatur (*bum*), die hier vornehmlich aus bogenförmig  
angeordneten Elementen besteht, sich beteiligen.

Im Gegensatz zu der schwach entwickelten Muskulatur zeichnet  
sich der Penis durch einen ganz hervorragenden Drüsenreichtum aus.  
Die Zahl der im Penis selbst gelegenen Drüsenzellen ist allerdings eine  
geringe. Vornehmlich finden wir dieselben in der Umgebung des Organs,  
und nur die Ausführungsgänge treten in den Penis ein. Es schließen sich  
immer eine größere Zahl von Ausführungsgängen zu Gruppen zusammen,  
die dann auf einem bestimmten Feld ihr Secret in den Ductus ejacu-  
latorius entleeren. Der Penisspitze zunächst münden in den Aus-  
spritzungskanal eosinophile Drüsen (*pdre*) ein. An diese schließen sich  
die Ausführungsgänge cyanophiler Drüsen (*pdrc*), deren Secret sich verhält-  
nismäßig stark tingiert. Dann folgt in proximaler Richtung eine Stelle,  
die sich außerordentlich scharf im mikroskopischen Bilde markiert, da  
hier die dichtgedrängten Ausführungsgänge (*pdre'*) durch ihre intensiv ziegel-  
rote Färbung auffallen. Das Secret der sich an diese anschließenden  
cyanophilen Drüsen (*pdrc*) gleicht dem der früher erwähnten. Zwischen  
den Epithelzellen des Ductus ejaculatorius münden in der ganzen  
vorderen Hälfte desselben cyanophile Drüsen (*pdrc'*) aus, die aber ein  
erheblich weniger stark färbbares und feinkörnigeres Secret besitzen  
als die früher erwähnten. In dieser ganzen vorderen Partie zeichnen  
sich die schräg nach hinten gerichteten Epithelzellen selbst durch eine  
auffallend rote Färbung aus, die, wie mir scheint, von Drüsensecret  
herrührt; ich habe wenigstens ab und zu Secretkörnchen an der Basis  
dieser Zellen liegen sehen. Unmittelbar über der Penisspitze fand ich  
im Atrium Klumpen eosinophilen Secrets, die stellenweise plattenartig  
diese überdeckten.

Der Uterus (*ut*) dieser Form zeichnet sich durch eine außerordentliche Größe aus und befindet sich in der für die Süßwassertricladien typischen Lage. Sein Epithel ist ein Drüsenepithel, dessen birnförmige Zellen mit ihren verschmälerten, basalen Enden einer feinen Basalmembran aufsitzen; an diese schließt sich nach außen eine zarte Ring- und Längsmuskulatur an. Die stets einen Nucleolus führenden Kerne liegen im Basalteil der Zellen. Vacuolenbildungen mit Einschlüssen von besonderen lichtbrechenden Körnchen, wie sie z. B. MICOLETZKY<sup>1</sup> für *Pl. alpina* in dem mehr distalen Plasma des Uterusepithels beschreibt, konnte ich nicht wahrnehmen; vielleicht war der Erhaltungszustand dafür nicht günstig genug.

Das gesamte, in dem Uterus sich findende Secret (Fig. 26, *uts*) stammt von den Epithelzellen selbst her, denn niemals treten intra- oder intercellulär Drüsenausführgänge in das Uterusepithel ein. Medial und etwas dorsal setzt sich mit einer trichterartigen Erweiterung der Uterusgang (*utd*) an den Uterus an, und der nach seinem Austritt etwa 43  $\mu$  weite Gang zieht in leichtem Bogen dorsal über dem Penis, um dann schräg nach hinten gerichtet sich der Ventrale zu nähern, und mündet von der Dorsalseite her in das Atrium genitale. Er wird von kubischen bis cylindrischen Zellen ausgekleidet, die besonders in den mittleren Teilen des Ganges mit wohlerhaltenen, langen, cilienartigen Fortsätzen versehen waren, die äußerst dicht gestellt und gegen den Uterus gerichtet erschienen. Die ein bis zwei Nucleolen beherbergenden Kerne liegen stets basal und erreichen einen Durchmesser von 6—7  $\mu$ . Höchst auffällig ist an den Epithelzellen die intensive Rotfärbung der distalen Teile, während die basalen durch das Hämatoxylin tingiert waren und eine markante Streifung in der Höhenachse erkennen ließen. Es muß übrigens darauf hingewiesen werden, daß die beiden sich gegen Farbstoffe so verschieden verhaltenden Zellpartien nicht etwa durch eine scharfe Grenzlinie voneinander geschieden sind, sondern es gehen in vielen Zellen wenigstens die beiden Farbtöne ineinander über, und außerdem ist zuweilen die Rotfärbung auf den distalsten Teil der Zellen beschränkt, zuweilen aber erstreckt sie sich auch bis in die Nähe des Kernes. Allem Anschein nach stellen die rot gefärbten Partien das mehr oder weniger reichlich vorhandene Secret, die blau tingierten den Plasmakörper der Zellen dar. Die Muscularis des Uterus setzt sich auf den Uterusgang fort, wobei sie sich unwesentlich verdickt. In der Umgebung des distalen Abschnittes des Ganges finden sich ähnlich wie

<sup>1</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 424.

bei *Pl. hoernesii*, nur in geringerer Zahl, Myoblasten vor, die auch hier mit einzelligen, ein eosinophiles Secret liefernden Drüsen (*edr'*) untermischt sind. Letztere entsenden aber ihre Ausführungsgänge an die Grenze zwischen Uterusgang und Atrium, ja ihre Anordnung bedingt eben diese Abgrenzung.

Es ist bekannt, daß die Frage nach der Funktion des Uterus bei den Tricladen eine sehr umstrittene ist. Während von manchen Seiten — diese Anschauung ist meines Wissens zuerst von KENNEL<sup>1</sup> ausgesprochen worden — dieses Organ für ein Receptaculum seminis gehalten wird, sind andre Autoren der Meinung, daß mindestens der Beginn der Kokonbildung hier stattfindet. Man vergleiche übrigens hierüber die Literatur bei MICOLETZKY<sup>2</sup>. Ich vermag nun einen Befund zu verzeichnen, welcher die KENNELsche Anschauung sehr wesentlich stützt.

In dem sog. Uterus der vorliegenden Form war, wie Fig. 26 erkennen läßt, eine etwa kugelige Spermamasse (*spk*), deren Durchmesser 215  $\mu$  betrug, enthalten. Außerdem fand sich eine größere Ansammlung eines teils körnigen, teils mehr homogenen, alle Übergänge von blau über violett zu einem zarten Rot zeigenden Secretes (*uts*) vor, in dem zwei etwas unregelmäßig geformte Gebilde gelegen waren, von denen das eine, ebenfalls von beiläufig kugeligem Gestalt, vornehmlich von Spermien gebildet wurde (*spk'*), während das andre einen unregelmäßigeren Umriß zeigte und von einer dichteren Secretmasse gebildet wurde (*skp*).

Überdies waren hier im Uterus Stücke eines oder einiger röhrenförmiger Gebilde (*spo*) — die Zahl derselben vermochte ich nicht festzustellen — vorhanden, welche augenscheinlich Spermatophoren darstellen. Es handelt sich, wie erwähnt, um dickwandige Röhren (*spo*), die bei einem Querdurchmesser von etwa 11,4  $\mu$  ein 4,56  $\mu$  weites Lumen besitzen. Das eine Ende einer solchen Röhre war an jener Stelle, von welcher der Uterusgang entspringt, förmlich in der Wandung desselben verankert, wodurch das Epithel (*zep*) an der betreffenden Stelle modifiziert und zusammengedrückt erscheint. Der Rand der Röhre ist nach außen umgeschlagen und erscheint demzufolge wie aus dem in Fig. 26 dargestellten Längsschnitt hervorgeht, mit zwei hakenartigen Fortsätzen (*ha*) versehen. Welche Form das andre Ende der Röhre besitzt, vermag ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen, da durch das Schneiden des Objekts eben nur Bruchstücke von diesen Gebilden vorlagen. Der früher erwähnten Spermakugel ist ebenfalls das eine Ende — meiner Auffassung nach das vordere — der eben beschriebenen Spermatophore

<sup>1</sup> KENNEL (16), l. c., S. 447.

<sup>2</sup> MICOLETZKY, l. c., S. 426.

angelagert (*spoe*). Dieses erweitert sich trichterartig und setzt sich in eine Art Membran (*spm*) fort, die diese ganze Spermakugel umhüllt. Man sieht auch noch sehr deutlich den Zusammenhang von Spermien (*sp*) innerhalb der Röhre und den die Kugel bildenden Samenfäden. Die Beziehungen der zweiten, kleineren Spermaansammlung (*spk'*), die früher erwähnt wurde, mit den in der Umgebung befindlichen Stücken der Spermatophorenröhren sind weniger klar; doch scheint mir auch hier eine die ganze Kugel umhüllende Membran (*spm'*) vorhanden zu sein. Leider ist aber, wie auch aus der Fig. 26 hervorgeht, diese Partie insofern schlecht erhalten, als sie infolge eines sehr bedeutenden Widerstandes beim Schneiden förmlich zusammengedrückt wurde. In dem dritten erwähnten unregelmäßig geformten Körper (*skp*) endlich finde ich Gebilde (*spor*), die ich für in Auflösung begriffene Spermatophorenröhren halten möchte. Gerade dieser Körper ist es, welcher auf den ersten Blick zur Annahme verführen könnte, daß hier ein schlecht erhaltener Kokon vorläge; eine aufmerksame Untersuchung aber läßt mit Gewißheit erkennen, daß es sich um Secretmassen handelt, in welchen allem Anschein nach veränderte Partien von solchen Samenkanülen sich vorfinden. Bemerkenswert erscheint mir, daß die Substanz, aus welcher die Wandung der Röhren (*spow*) besteht, eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Secret der eosinophilen Penisdrüsen (*pdre*) zeigt, welches sich im Atrium genitale vor der Penisspitze in Klumpen vorfand.

Nach den geschilderten Befunden möchte ich mir vorstellen, daß sich bei der Copulation eine (oder einige?) aus dem Secret der Penisdrüsen gebildete, an beiden Enden offene und trichterartig erweiterte Röhre formt, und durch den Uterusgang bis in den Uterus geschoben wird; durch die Röhre wird alsdann das Sperma, das ihr wie ein Beutel anhängt, ebenfalls in den Uterus geleitet worden sein. Durch Kontraktionen der Uterusgangmuskulatur könnte dann, wie ich mir denke, die Röhre selbst in den Uterus getrieben werden, und dementsprechend halte ich jenes Stück der Spermatophore, das mit der Spermakugel in Zusammenhang steht, für das eine, das der Uteruswand angelagerte, etwas anders gestaltete für das andre Ende der wahrscheinlich sehr langen Spermatophore. Die Membran, welche die ganze Spermakugel umschließt, zeigt nur in jener Partie, die der Röhre zunächst gelegen ist, einen deutlich roten, an den übrigen Stellen aber einen mehr blauen Farbton, und es erscheint mir daher nicht unmöglich, daß dieselbe ein Produkt der cyanophilen Penisdrüsen (*pdrc*) ist. Zwischen den Spermien finden sich auch blaue Secretkörnchen und fernerhin vereinzelt

rote vor. Das Vorhandensein von Sperma in den vorderen, dem Uterus benachbarten Partien des Uterusganges ließe sich vielleicht dahin erklären, daß bei dem Hineingleiten der Spermatophorenröhre durch den Gang etwas von dem noch in der Röhre befindlichen Sperma ausgetreten ist.

Die Form der Spermatophoren ist hier eine, wie aus dem Gesagten hervorgeht, höchst auffällige und bisher bei Planarien noch nicht beobachtete, da die bei *Pl. gonocephala* gefundenen ellipsoide Form aufwies. Das von dem Uterusepithel gebildete Secret dürfte möglicherweise hier dazu dienen, die Spermatophorenröhren aufzulösen; andererseits sprechen allerdings Befunde an andern Planarien wohl dafür, daß dasselbe für die Ernährung der Spermien von Wichtigkeit ist.

*Pl. graffi.* Die Untersuchung des Genitalapparates dieser Form ergab in mancher Hinsicht ein von den Befunden an den übrigen Species so abweichendes Bild, daß ich der Schilderung des Copulationsapparates einige allgemeine Bemerkungen vorausschieken möchte. Die beiden einzigen geschlechtsreifen Individuen zeigten bei näherer Betrachtung merkwürdige Veränderungen an gewissen Partien des Genitalapparates. So wies das eine Tier neben stellenweise noch prall mit Spermien erfüllten, zum Teil aber auch schon zerstörten Vasa deferentia und einem noch teilweise gut erhaltenen Uterusgang keinerlei Andeutung des übrigen Geschlechtsapparates auf. Auch das Atriumepithel befand sich in Degeneration, die Zellgrenzen waren verschwommen, das Plasma reich vacuolisiert, die Zellkerne unregelmäßig und dem Zerfall nahe. Es kam also dieses Exemplar für die Untersuchung des Genitalapparates und insbesondere für die Herstellung eines Schemas kaum in Betracht, und die im folgenden zu gebende Beschreibung beruht fast ausschließlich auf der von dem zweiten Tier angefertigten Schnittserie. Bei diesem Individuum waren die Veränderungen noch nicht so bedeutend, so daß es möglich war, ein, wenn auch in bezug auf den punktiert eingezeichneten Gang (X) nicht ganz vollständiges Schema (Fig. 27) zu geben.

Die Geschlechtsorgane dieser zu Beginn des Oktober gesammelten Planarien befanden sich in einem so auffallend veränderten Zustand, daß die Vermutung nahe liegt, daß bei dieser Species auf die Fortpflanzungsperiode eine Zeit vollkommener Reduktion der Genitalien folgt, nach welcher die Tiere in ein Ruhestadium eintreten, bis sich die Fortpflanzungsorgane für die nächste Geschlechtsperiode neu anlegen. Möglicherweise handelt es sich hier um einen periodischen Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, wie ein solcher z. B. von CURTIS<sup>1</sup> für *Pl. maculata* beobachtet wurde.

<sup>1</sup> CURTIS (8)

Erwähnen möchte ich, daß wenigstens bei dem einen Exemplar für die besonders in den Geweben der Geschlechtsorgane auftretenden Zerstörungserscheinungen das massenhafte Vorhandensein von Kristalloiden noch als ein weiterer Faktor in Betracht kommen dürfte. Die Grenze zwischen normalen, im Leben des Tieres bedingten Rückbildungserscheinungen und durch die Überflutung der Gewebe mit Kristalloiden bedingten pathologischen Veränderungen genau abzustechen, dürfte hier kaum möglich sein.

Von den Kristalloiden ist früher so viel, als sich an den Schnitten daran feststellen ließ, gesagt worden.

Die Rückbildungserscheinungen als Folge einer von den Tieren vor der Konservierung vielleicht durchgemachten Hungerperiode aufzufassen, hindert das Vorhandensein der noch ziemlich gut entwickelten Dotterstöcke, also derjenigen Organe, die nach STOPPENBRINK<sup>1</sup> an Hungertieren zuerst ausersiehen sind, durch ihre Zerfallsprodukte den nahen Tod etwas hinauszuschieben.

Die Untersuchung ergab bei dem einen Exemplar ein vollkommenes Fehlen der Hoden oder auf solche zurückführbarer, besonders differenzierter Zellgruppen, wie sie z. B. BÖHMIG<sup>2</sup> für *Procerodes hallezi* Böhmig angibt. CHICHKOFF<sup>3</sup> vertritt für die Hoden der von ihm untersuchten Formen die Ansicht, daß diese Zellgruppen gewissermaßen den Mutterboden für die neu entstehenden Hodenanlagen darstellen würden.

Es ergäbe sich damit eine weitere Übereinstimmung mit der bereits erwähnten *Pl. maculata*, für die CURTIS ebenfalls ein gänzlich Verschwinden der männlichen Geschlechtsdrüsen konstatieren konnte. Nicht ganz so deutlich lagen die Verhältnisse bei dem zweiten Untersuchungsobjekt, wo zwar keine unzweifelhaften Hodenzellenreste vorlagen, wo aber an mehreren Schnitten äußerst merkwürdige nierenförmige Zellhäufchen auftraten. Ein ansehnlicher solcher Zellkomplex lag unmittelbar hinter dem Keimstock über den ventralen Längsstämmen, also in jener Region, wo unter normalen Verhältnissen die vordersten Hoden sich finden. In einiger Entfernung vom Hinterende zeigte sich knapp über den Markstämmen ein zweites derartiges Zellhäufchen, dessen einzelne Zellen, von rundlicher Gestalt bei einem mittleren Durchmesser von  $8\mu$ , bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin einen intensiv violetten Farbton annahmen. Das Plasma dieser Zellen erscheint

<sup>1</sup> STOPPENBRINK (20), S. 47.

<sup>2</sup> BÖHMIG (4), S. 23.

<sup>3</sup> CHICHKOFF, l. c., S. 522.

in zahlreiche kleine Portionen zerklüftet, dabei hebt sich eine dunkle centrale Partie von einer schmalen, helleren Randzone ab. Nur an wenigen Zellen ließen sich Kerne mit einiger Deutlichkeit erkennen, doch waren sie nie von der für Hodenzellen typischen Größe. Histologisch machten also diese Zellgruppen nicht den Eindruck von Geschlechtszellen, obwohl es ja nicht ausgeschlossen erscheint, daß durch die Anwesenheit der Kristalloide in diesen Zellen pathologische Veränderungen Platz gegriffen haben. Andererseits läßt sich wohl kaum erklären, warum diese Zellgruppen nur im äußersten Vorder- und Hinterende auftreten, während die Hoden normalerweise den Körper doch in ganzer Länge durchziehen. Wegen Mangel an Vergleichsmaterial und eventuell konstatabaren Verbindungen dieser Zellhaufen mit andern Körperzellen ergab sich in diesem Punkte kein befriedigendes Resultat. Nicht unerwähnt möge bleiben, daß vielleicht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen diesen Zellgruppen und den in ihrer Circumferenz reichlich auftretenden Kristalloiden besteht. Auch die Gestalt und Größe der Zellen scheint mir für diese Annahme zu sprechen; ferner fehlen diese Zellen in dem von Parasiten freien Individuum.

An den Geschlechtsporus schließt sich ein gangförmiges Atrium genitale commune (*atgc*), in welches der Uterusgang (*utd*) und von vorn her das schalenförmige Atrium masculinum (*atm*) einmünden.

In den distalsten Teil des Atriums, unmittelbar am Genitalporus (*pg*), münden die Ausführgänge einzelliger, über dem ventralen Hautmuskelschlauch in der Circumferenz des Porus gelegener eosinophiler Drüsenzellen (*edr*). Auch in das Endstück des Uterusganges münden die Ausführgänge in der Umgebung gelegener eosinophiler Drüsen ein (*edr'*).

Auf den Schnitten zeigten sich alle Teile des Atriums in beginnender Degeneration und erfüllt von Zellresten und Kernen, außerdem traten weitgehende Zerreißen der Wandung zutage. Soweit eine deutliche Darstellung unter den gegebenen Umständen überhaupt möglich war, habe ich sie in dem Schema in Fig. 27 zu geben versucht.

An dem andern Exemplar war die Reduktion des Atriums bereits so weit vorgeschritten, daß, außer einem schmalen Spalt, überhaupt nichts mehr zu erkennen war.

Der nahezu sphäroide Penis ist, wie das Schema erkennen läßt, ein wenig gegen die Längsachse des Tieres zur Ventrale hin geneigt und etwas länger als hoch ( $361 \mu : 342 \mu$ ). Die Abgrenzung des anscheinlichen, mehr als die Hälfte des ganzen Organs betragenden Bulbus-teiles gegen das umgebende Mesenchymgewebe bilden Längsmuskulzüge (*lme*, *lm*), die von dem distalen Rand des Copulationsorgans

einerseits und anderseits vom Atrium her kommend, sich eng aneinander legen, wodurch das Organ aus dem umgebenden Gewebe gleichsam herausgeschält erscheint (Fig. 27).

Die Vasa deferentia (*vd*) treten in der Nähe der vorderen Fläche in den Penisbulbus ein und vereinigen sich in einiger Entfernung von derselben zum Ductus ejaculatorius (*de*). Dieser hat in seinem distalsten Teil eine Weite von etwa  $11 \mu$ , während sich in den mittleren Partien des Organs sein Lumen auf  $24 \mu$  erweitert. Seine Auskleidung bilden kubische, etwa  $5,6 \mu$  hohe, mit ansehnlichen Kernen versehene Epithelzellen, an die sich die als Fortsetzung der Muscularis der Vasa deferentia erscheinende Muskulatur anschließt (*rmi*, *lmi*).

Auf das Penisepithel (*pep*) folgt, wie gewöhnlich, auch hier eine Ringmuskelschicht (*rme*), die sich auf das Atrium fortsetzt. An diese schließen sich Lagen von längsverlaufenden Fasern (*lme*), die zum Teil auf das Atrium, zum Teil auf den Penisbulbus übergehen. Das die Hauptmasse des Organs darstellende Bindegewebe wird von Radiär-muskeln (*rdm*) durchzogen, die im proximalen Teil spärlicher, im distalen dichter auftreten. In der Längsrichtung durchziehen das Bindegewebe die Ausführungsgänge eosinophiler, auf der Penisspitze ausmündender Drüsen (*pdr*), deren Zellkörper in der Umgebung des Penis gehäuft liegen. Diese Gruppen von Ausführungsgängen kreuzen sich mit andern, radiär angeordneten, die ebenfalls eosinophiles Secret führen (*pdr'*), dessen Bildungszellen auch in der Umgebung des Copulationsorgans zu liegen kommen, und die sich in den Ductus ejaculatorius öffnen.

Bei dem zweiten Exemplar war von dem Penis überhaupt nichts mehr zu sehen; zahlreiche Kerne und wirr durcheinander liegende Muskelbündel deuteten gerade noch die Stelle an, wo früher das Organ gelegen haben mußte.

Der sackförmige Uterus (*ut*) liegt in der dorsalen Körperhälfte, in der typischen Lage, dem Penis sehr genähert. Er wird auch hier von einem hohen (etwa  $64 \mu$ ) Drüsenepithel ausgekleidet, an das sich je eine Schicht von Ring- und Längsfasern schließt. Im Lumen fanden sich nur geringe Mengen violetter Sekretkörnchen.

Der Uterus geht in den ansehnlichen Uterusgang (*utd*) über, dessen Lumen einen mittleren Durchmesser von  $21 \mu$  aufweist. Die Muscularis des Uterus setzt sich auf seinen Ausführungsgang fort. Dieser verläuft zuerst annähernd geradlinig über dem männlichen Copulationsorgan und der Region des Atriums nach hinten, um plötzlich unter einem spitzen Winkel in ventrorostrader Richtung abzubiegen und sich in das Atrium zu ergießen (Fig. 27).

Ein der Topographie nach unbedingt dem weiblichen Apparat zuzurechnender Gang ( $X$ ) öffnet sich gegenüber der Einmündung der beiden Oviducte gleichfalls in den Uterusgang. Da mir für die Feststellung seines Laufes nur die eine ungünstige Längsschnittserie zur Verfügung stand, an der die Verhältnisse nicht mit genügender Sicherheit zutage traten, habe ich in dem Schema in Fig. 27 den Gang nur punktiert eingetragen. Dieser ließ sich vom Atrium aus in dorsorostraler Richtung trotz vieler darauf verwandter Mühe, nur bis zu einem in der dorsalen Körperhälfte, zwischen Penis und Uterusgang gelegenen, eigentümlich modifizierten Gewebekomplex verfolgen, in dem er sich zu verlieren schien. Sein Lumen ist ansehnlich und erreicht nahezu die Weite des Uterusganges, nur wird es stellenweise durch darin auftretende Anhäufungen von Zellfragmenten und Kernen undeutlich. Der schlechte Erhaltungszustand der Gewebe und die überall auftretenden Degenerationserscheinungen lassen kein klares Bild zustandekommen, was insbesondere für das Epithel dieses Ganges zutrifft, über das sich keine bestimmten Angaben machen lassen. Die funktionelle Bedeutung dieses merkwürdigen Ganges ist mir rätselhaft geblieben und ich vermag diesbezüglich keine Angaben zu machen.

Was das den Gang umgebende Gewebe anlangt, in dem er wenigstens bei dem vorliegenden Exemplar auch sein Ende findet, so handelt es sich um ein Mesenchymgewebe, in dem das dicht gefügte Balkengerüst sehr deutlich hervortritt, während die in den Maschenräumen liegenden Zellen nur hin und wieder zu erkennen sind; fernerhin findet man rotgefärbte Tröpfchen einer nicht näher definierbaren Substanz. In der Circumferenz dieser Zellen lagen einzelne mächtige Muskelbündel.

Ob diesem Gewebe eine spezielle Bedeutung zukommt, oder ob es sich hier um eine Degenerationserscheinung handelt, die entweder durch die allgemeine Rückbildung oder durch den verheerenden Einfluß der Kristalloide bedingt wird, ließ sich an den Präparaten nicht entscheiden. Immerhin erscheint letzteres wahrscheinlicher.

*Pl. böhmigi.* Das Atrium genitale (*atg*) stellt einen einheitlichen Raum von mäßiger Ausdehnung dar, an dem, wie ein Blick auf das Schema (Fig. 28) lehrt, eine Scheidung in einen männlichen und weiblichen Vorhof nicht durchführbar ist. Seine Auskleidung erscheint als direkte Fortsetzung des Körperepithels, und die im allgemeinen kubisch bis niedercylindrischen Epithelzellen tragen, wie allerdings nur an wenigen günstigen Stellen zu erkennen war, einen Besatz von zarten Cilien. Seine größte Höhe erreicht das Epithel an der hinteren Wand.

Auf das Epithel folgt eine deutliche, etwas verdickte Basalmembran, an die sich zunächst Ring- und dann Längsmuskeln schließen. Letztere erfahren aber in der zwischen Drüsengang (*drd*) und muskulösem Drüsenorgan (*mus*) gelegenen Partie des Atriums eine geringe Verstärkung.

Die Epithelzellen des Atriums werden allenthalben von einzelnen Ausführgängen eosinophiler Drüsen (*edr'*) durchbohrt. Ein markantes Feld, auf dem zahlreiche Ausführgänge von in den mittleren Körperpartien gelegenen, einzelligen solchen Drüsen (*edr'*) an das Epithel herantreten, befindet sich zwischen dem später zu besprechenden muskulösen Drüsenorgan und dem Uterusgang. Der Genitalporus (*pg*) erscheint umstellt von einem Kranz cyanophiler, einzelliger Drüsen (*cdr*).

Der mächtige Penis i. e. S. hat die Gestalt eines konischen Zapfens und erreicht eine Länge von 576  $\mu$ , bei einer Höhe von 416  $\mu$ ; der Penisbulbus ist außerordentlich schwach entwickelt.

Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist von sehr beträchtlicher Weite und unregelmäßiger Form und zeigt, ähnlich wie der von *Polycelis nigra* O. F. Müller nach IJIMA<sup>1</sup>, eine Anzahl ansehnlicher Falten, die weit nach innen vorspringen, und von denen sich zwei durch besondere Größe auszeichnen. Die vorderste dieser beiden Ringfalten grenzt einen Raum (*vs*) ab, den man als Vesicula seminalis in Anspruch nehmen kann, und in dessen vordersten Abschnitt von den Seiten her die Vasa deferentia (*vd*) einmünden. Unter dem äußeren Epithel (*pep*) liegt eine dünne Ringmuskelschicht (*rme*), an welche sich längsverlaufende Fasern (*lme*) anschließen. Diese gehen ebenso wie die Ringfasern in die Atriummuskulatur über; von den longitudinal verlaufenden Fasern der letzteren beteiligt sich aber ein ansehnlicher Teil an der Bildung der Bulbusmuskulatur (*bum*), und weiterhin nehmen an dem Aufbau derselben auch jene muskulösen Elemente (*dvp*) teil, die in ansehnlicher Zahl die Penisapille in der Längsrichtung durchziehen und vornehmlich in die Falten einstrahlen. In der Umgebung der Samenblase (*vs*) sowie des Ductus ejaculatorius treffen wir auf eine ziemlich stark ausgebildete Ringmuskulatur (*rme*).

Die in der Samenblase befindlichen Secretmassen werden von dem Drüsenepithel, welches dieselbe auskleidet, geliefert. In den Ductus ejaculatorius und vor allen Dingen in die hintere Hautfalte münden die Ausführungsgänge überaus zahlreicher, eosinophiler Drüsen (*pdre*), die in der Umgebung, hauptsächlich vor dem Penis selbst, gelegen sind.

<sup>1</sup> IJIMA, l. c., S. 409. T. XXI, Fig. 2.

Die cylindrischen Epithelzellen des Ausspritzungskanals scheinen mir nicht drüsiger Natur zu sein, die Secretkörnchen, die man in denselben vorfindet, rühren von den eben erwähnten Drüsen her. Zu bemerken ist, daß in die große Falte, welche die Samenblase gegen den Ductus ejaculatorius abgrenzt, keine Ausführungsgänge einmünden; sie unterscheidet sich daher im mikroskopischen Bilde sofort von der zweiten, mehr distal gelegenen.

Der auch hier in der typischen Lage zwischen Pharyngealtasche und Penis, und zwar ziemlich ventral gelegene Uterus (*ut*) stellt ein unregelmäßig sackförmiges Gebilde dar. Sein Epithel ist drüsiger Natur und besteht aus langgestreckten, keulenförmigen, gegen die Basis hin verschmälerten Zellen, welche ein reich vacuolisiertes Plasma besitzen, dessen einzelne Vacuolen mit stark lichtbrechenden Secretkörnchen von verschiedener Färbbarkeit erfüllt sind. Den Uterus umspinnende Muskelfasern scheinen nicht vorhanden zu sein.

Das Lumen des Uterus enthielt rot und violett gefärbte Secretmassen, die bald von einer mehr körnigen, bald homogenen Beschaffenheit waren. Auf einigen Querschnitten ließen sich darin auch bei dieser Form Spermaklumpen konstatieren.

An den Uterus setzt sich, mit einer trichterartigen Erweiterung an dem Übergang der hinteren Fläche des Organs in die dorsale, der etwa  $26 \mu$  weite Uterusgang an. Er steigt zuerst steil zur Rückenfläche auf, um dann unmittelbar unter der dorsalen Körperwand bis in die Region des Genitalporus nach hinten zu verlaufen, hier biegt er in einem leichten Bogen gegen das Atrium (*atgc*), um sich von rückwärts zwischen der Einmündung des Drüsenganges (*drd*) einerseits und dem muskulösen Drüsenorgan (*mus*) anderseits in dasselbe zu öffnen (Fig. 28). Um ein klares Bild von dem Abbiegen des Ganges zur Ventralseite zu geben, habe ich in Fig. 29 ein Situationsbild in einem Querschnitt gezeichnet.

Die Auskleidung des Ganges bildet ein kubisches bis cylindrisches Epithel, das lange, zarte, nach vorn gerichtete Cilien trägt und dessen ansehnliche Zellkerne von runder oder ovaler Gestalt sind. Auf das Epithel folgt eine kräftige, intensiv färbbare Basalmembran, auf diese wieder sich durchflechtende Längs- (*lm*) und Ringfasern (*rm*), von denen die letzteren jedoch stärker entwickelt sind. Diese werden an dem Übergang in den Uterus allmählich schwächer, um schließlich ganz zu verschwinden. Nahezu im ganzen Verlauf des Uterusganges, mit Ausnahme des proximalsten und distalsten Stückes, münden die Ausführungsgänge eosinophiler (*edr'*), in der Umgebung des Ganges gelagerter

Drüsenzellen in denselben ein und ihr Secret bildet in den distalen Zellpartien des Epithels geradezu einen roten Saum.

Die beiden Oviducte (*ovd*) vereinigen sich hinter dem Atrium dicht über der Ventralfläche zu dem  $121 \mu$  langen und  $14,5 \mu$  weiten Drüsengang (*drd*), der dicht über dem Hautmuskelschlauch der Ventralseite gelegen ist und die hintere Wand des Vorhofs durchbohrt (Schema Fig. 28). Das Epithel des Atriums schlägt sich auf den Gang um, desgleichen ein Teil der Muscularis, doch erscheint hier die Ringmuskulatur etwas reduziert. Stellenweise hatte es den Anschein, als ob die Epithelzellen Cilien tragen würden.

Besondere Erwähnung verdient ein Organ, das in die Kategorie der muskulösen Drüsenorgane zu stellen sein dürfte. Muskulöse Drüsenorgane sind eine bei unsern einheimischen Süßwassertricladen häufige und von verschiedenen Autoren bereits beschriebene Erscheinung.

Das muskulöse Drüsenorgan von *Pl. böhmigi* erscheint als Einstülpung der dorsalen Atriumwand und ist von seiner Umgebung nicht scharf abgesetzt. Dieses etwa  $292 \mu$  lange Gebilde umschließt eine Höhlung, wie eine solche bei einer ganzen Anzahl von Formen, z. B. bei *Pl. lactea* O. F. Müller und *Pl. torva* zu beobachten ist. Es liegt nahe der Mediane, dorsal und etwas caudad vom Penis, und ist, vom Atrium aus betrachtet, schräg dorsorostrad gerichtet, und zwar so, daß seine Längsachse mit der des Tieres einen spitzen Winkel einschließt (Fig. 28). Entsprechend der Gesamtform des Organs erweitert sich auch sein Hohlraum (Fig. 30, 31, *hö*) von der Verbindungsstelle mit dem Atrium, allmählich gegen das blinde, in das umgebende Mesenchym eingebettete Ende. Bei dem einen Exemplar stellte ein einfacher, der Längsachse des Penis nahezu paralleler Spalt die Verbindung (*v*) dieser Höhlung mit dem Vorhof her, während sich bei dem zweiten untersuchten Individuum die Atriumwand in der unmittelbaren Circumferenz der Ausmündungsstelle leicht papillös vorwölbte. Diesem Umstand dürfte aber keine besondere Bedeutung beizumessen sein, denn, wie schon GRAFF hervorhebt, kann das Vorhandensein oder Fehlen einer solchen Papille bei verschiedenen Individuen derselben Species durchaus nicht als charakteristisch aufgefaßt werden. Diese wechselnden Befunde finden vielmehr ihre natürliche Erklärung durch die Kontraktion der Vorhofmuskulatur, die entweder die Papille schärfer hervortreten oder sie verstreichen läßt. Wo letzteres der Fall ist, wird auf Schnitten die Mündung des Hohlraumes als Spalte zu erkennen sein, deren Stellung zu dem Penis, je nach der Lage des muskulösen Drüsenorgans,

verschieden sein wird. Um dieses Verhalten in dem vorliegenden Falle deutlich zu machen, habe ich in Fig. 30 ein Situationsbild gegeben, das gleichzeitig einen Überblick über die histologischen Eigentümlichkeiten gewährt.

Das Epithel des Atriums schlägt sich auf das muskulöse Drüsenorgan über und kleidet etwa  $\frac{3}{4}$  der Höhlung, vom Distalende gerechnet, aus. Proximalwärts nehmen die am Distalende nahezu kubischen Epithelzellen an Höhe bedeutend zu und werden schließlich zu einem hohen Cylinderepithel ( $h = 15\text{--}24 \mu$ , Fig. 31, *zyp*), dessen Grenzen deutlich zu erkennen sind; die Kerne haben eine eiförmige Gestalt, ihre Durchmesser variieren zwischen  $4 \mu$  und  $8,5 \mu$ . Das blinde Ende des Hohlraumes besitzt ein mächtiges, etwa  $33 \mu$  hohes Drüsenepithel (Fig. 30, *drep*), dessen Kerne bloß einen Durchmesser von  $4,3 \mu$  erreichen; Zellgrenzen lassen sich hier nicht mehr unterscheiden, das Epithel macht vielmehr den Eindruck einer dicht mit eosinophilen Sekretkörnern (Fig. 31, *es*) erfüllten Plasmamasse, in die Kerne (Fig. 31, *n*) in großer Zahl eingebettet sind. Daneben tritt in dieser Plasmamasse noch eine geringere Menge eines sich mehr violett färbenden Secrets auf, das aber kein Produkt des Epithels selbst ist, die Bildungszellen desselben (Fig. 30, *drz*) liegen vielmehr in dem umgebenden Mesenchym, und ihre Ausführgänge treten radiär an das Proximalende heran. Um von diesem immerhin eigenartigen Bau des Proximalteiles ein klares Bild zu geben, habe ich diesen in Fig. 31 abgebildet. Soweit das Cylinderepithel den Hohlraum auskleidet, reicht auch eine sich nach außen anschließende, kräftige und markant färbbare Basalmembran (Fig. 30 und 31, *bm*). Auf diese folgen mehrere Muskelschichten, die als Fortsetzung der Muskulatur des Atriums aufzufassen sind. Unmittelbar an die Basalmembran schließt sich eine Längsfaserschicht (Fig. 30 und 31, *lm*), zu der sich schon im Distalteil des Organs eine zweite gesellt; beide schmiegen sich, soweit das Cylinderepithel reicht, dicht an dasselbe an, in der Gegend des Drüsenepithels rücken sie jedoch im Bogen davon ab und scheiden so das ganze Gebilde von dem umgebenden Mesenchym (Fig. 28 und 30). Nach außen von den Längsmuskeln treten Ringmuskeln (*rm*) auf, die aber im Gegensatz zu den ersteren proximalwärts an Mächtigkeit abnehmen, bis sie schließlich nur mehr eine Schicht bilden.

Vereinzelt durchbohren die Ausführgänge einzelliger, im Mesenchym gelegener eosinophiler Drüsen die cylindrischen Epithelzellen des distalen Organabschnittes, und das Secret (Fig. 31, *ers*) sammelt sich, geradezu einen rötlichen Saum bildend, am freien Ende der Zellen an.

Dasselbe Secret findet sich stellenweise auch in der Höhlung (*hō*) des Organs angehäuft.

Wie Fig. 31 zeigt, sind rings um das Proximalende eine große Zahl von Kernen (*n*) in radiären Reihen angeordnet, von denen aber nur ein kleiner Teil den Mesenchymzellen angehört, ein weitaus größerer stammt von den hier in reicher Zahl gelegenen einzelligen Drüsen (Fig. 30 *drz*), deren schwach tingierbare Secretstränge in die Plasmamasse eindringen und sich bis an ihren freien Rand verfolgen lassen. Als dritte Kategorie dürften hier spindelförmige, kleine Gebilde als Myoblasten aufzufassen sein. Es bietet nach dem Gesagten das Mesenchym in der Umgebung des blinden Endes des Organs ein etwas abweichendes Bild.

Das muskulöse Drüsenorgan (*mus*) der *Pl. böhmigi* zeigt einige Ähnlichkeit mit den weiblichen Adenodactylen, wie sie z. B. GRAFF<sup>1</sup> für *Artioposthia fletcheri* (Dendy) abbildet und beschreibt, doch ist die Lage des bei der vorliegenden Form unpaar ausgebildeten Organs eine etwas abweichende. Da GRAFF aber die Bezeichnung Adenodactylen nur für fingerförmige Aussackungen gebraucht und bei *Pl. böhmigi* die Gestalt des Organs doch eher als kolbenförmig zu bezeichnen ist, so ziehe ich es vor, diesen Terminus hier nicht in Anwendung zu bringen. In bezug auf die Epithelverhältnisse würde das muskulöse Drüsenorgan der *Pl. böhmigi* zwischen die eben erwähnten Adenodactylen der *Artioposthia fletcheri*, deren centraler Hohlraum durchweg von einem Drüsenepithel ausgekleidet wird, und das muskulöse Drüsenorgan der *Pl. lactea* zu stellen sein, dessen Höhlung nach IJIMA<sup>2</sup> einen einheitlichen Belag cylindrischer, nicht drüsiger Epithelzellen besitzt. Während bei *Pl. lactea* dieses Gebilde nahezu die Größe des Penis erreicht, stellt sich bei der vorliegenden Form das Verhältnis etwa wie 1 : 6.

Über die Funktion des muskulösen Drüsenorgans vermag ich keine Angaben zu machen. Für die Annahme der Deutung solcher Bildungen als Bursae copultrices, wie HALLEZ<sup>3</sup> früher annahm, scheint mir dermalen kein zwingender Grund vorzuliegen.

*Pl. pinguis*. Der Genitalporus führt in ein zuerst äußerst geräumiges Atrium genitale, an dem sich, wie das in Fig. 32 gegebene Schema erkennen läßt, drei Abschnitte deutlich unterscheiden lassen: ein Atrium genitale commune (*atgc*), ein Atrium femininum (*atf*), das dorsal von dem ersteren gelegen ist und mit ihm durch einen verhältnismäßig

<sup>1</sup> GRAFF, l. c., S. 227.

<sup>2</sup> IJIMA, l. c., S. 423.

<sup>3</sup> HALLEZ (11), S. 21.

engen Gang (*vg*) in Verbindung steht, und ein relativ kleines Atrium masculinum (*atm*). An der Grenze von Atrium masculinum und Atrium commune liegt die hier sehr weit nach vorn verschobene Einmündungsstelle des Atrium femininum.

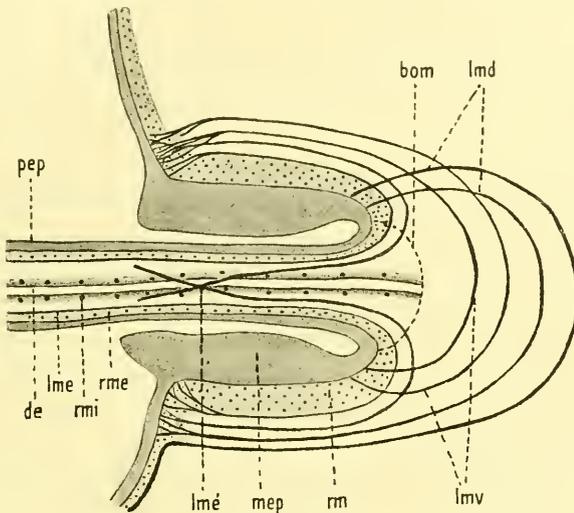
Das Atrium commune wird im allgemeinen von cylindrischen, bis  $43 \mu$  hohen Zellen, die zumeist von dem Secret eosinophiler Drüsen (*edr*) erfüllt sind, ausgekleidet. Am Atrium masculinum geht dieses Epithel (*mep*) ziemlich brüsk in ein fast doppelt so hohes, aus ungemein schlanken Zellen bestehendes, kein Drüsensecret enthaltendes über. Äußerst auffällig ist die langgestreckte, geradezu wurstförmige Gestalt und das sehr bedeutende Tinktionsvermögen der Kerne der Epithelzellen. Man hat zuweilen fast den Eindruck, als handle es sich um irgendwelche andersartige Bildungen. Ein Vergleich der einzelnen Zellen zeigt aber, daß zwischen ganz typischen, ellipsoiden Kernen mit deutlichem Chromatingerüst und den wurstförmigen Einschlüssen alle wünschenswerten Übergänge bestehen, so daß bezüglich der Kernnatur keine Zweifel obwalten können.

Im Atrium femininum ist das Epithel erheblich niedriger, bloß etwa  $11,4 \mu$  hoch und wird nur in seiner mittleren Partie von dem Secret der in der Umgebung befindlichen, eosinophilen Drüsen (*edr'*) erfüllt; dieses Secret tingiert sich jedoch mit Eosin viel intensiver als dasjenige, welches in den Epithelzellen des Atrium commune vorhanden ist.

Die Muskulatur des Atrium commune besteht aus Ring- und Längsfasern. Beide Schichten sind in der Gegend des Genitalporus (*pg*) verhältnismäßig dünn, nehmen aber, je mehr wir uns dem Atrium masculinum nähern, an Mächtigkeit bedeutend zu und erreichen eine geradezu enorme Dicke. Dies gilt vor allen Dingen für die Längsmuskeln (*lm*) in der Umgebung des Atrium masculinum. Von bedeutender Dicke ist auch die Ringmuskelschicht (*rm*) am Eingang in den weiblichen Vorhof, sie nimmt aber gegen die Einmündungsstelle des Uterus hin an Mächtigkeit ab. Von der Existenz einer Längsmuskelschicht konnte ich mich nicht mit Sicherheit überzeugen, wobei allerdings in Betracht zu ziehen ist, daß die zahlreich vorhandenen Drüsen das Erkennen derselben sehr erschweren.

Die Ringmuskeln des Atrium masculinum setzen sich, allerdings nur in einer verhältnismäßig dünnen Schicht, auf den Penis im engeren Sinne fort. An der Übergangsstelle besteht dieselbe noch aus zwei Lagen (*rme*), in dem distalen Teil des Organs ist aber nur eine einzige (*rme*) zu erkennen. Komplizierter gestaltet sich das Verhalten der längs-

muskeln (*lm*). Wir haben hier diejenigen Fasern (ein Teil von *lmd*), die auf das Atrium commune übertreten, von solchen zu unterscheiden, die sich nur in der Umgebung des Atrium masculinum vorfinden und an der Übergangsstelle desselben in den gemeinsamen Vorhof enden, insofern sie sich hier auffasern und zwischen die Ringmuskeln eindringen (*lmv*, *lmd*). Die einen wie die andern der Längsfasern haben an der Bildung der Penismuskulatur Anteil. Die sich an die Ringmuskelschicht zunächst anschließenden Schichten treten in den Penis über und verlaufen zum Teil bis an sein distales Ende (*lme*), zum Teil hören



Textfigur.

sie allem Anschein nach in der vorderen Hälfte des Organs auf (*lme'*). Letztere unterliegen aber einer Kreuzung, insofern sich die dorsalen Fasern (*lme'*) der Ventralseite des Penis, die ventralen der dorsalen Seite desselben zuwenden und vielleicht mit in die Bildung eines Muskelgeflechtes eingehen, welches sich in der Umgebung des Ductus ejaculatorius (*de*) findet.

Die Hauptmasse der Längsmuskulatur des Atrium masculinum sowie fernerhin die vom gemeinsamen Vorhof kommenden Fasern beteiligen sich an der Bildung des Penisbulbus; die Untersuchung dieser Verhältnisse stößt auf sehr bedeutende Schwierigkeiten, die vornehmlich darin begründet sind, daß auch hier eine Kreuzung der Fasern statthat. Wie die schematische Fig. 32 und obenstehende Textfigur, die zur leichteren Orientierung über die ziemlich komplizierten

Verhältnisse angefertigt wurde, zeigen, biegen die der dorsalen Seite angehörigen Elemente (*lmd*) gegen die Ventralfläche, die der ventralen (*lmv*) gegen die dorsale, die rechten nach links und die linken nach rechts. Es entsteht auf diese Weise eine komplizierte Durchkreuzung der Muskeln, deren Enden sich auffasern und zwischen die Ringmuskeln (*rm*) an jener Stelle eindringen, an welcher sich diese vom Atrium auf den Penisbulbus umschlagen. Ich habe fernerhin den Eindruck gewonnen, als sei noch ein von der Längsmuskulatur des Atriums vollkommen unabhängiges System von Fasern vorhanden, das von den früher erwähnten umhüllt wird und förmlich ein Polster am basalen Teil des Penis im engeren Sinne bildet. Diese Fasern, welche in der Fig. 32 und in der Textfigur punktiert angedeutet sind, stellen Teile flacher Bogen dar, die zwischen den Ringfasern der einen Seite beginnen und auf der gegenüberliegenden enden (*bom*).

Es erübrigt mir noch, zu bemerken, daß der Penis i. e. S. ein verhältnismäßig sehr langes ( $443 \mu$ ), weit in das Atrium commune hineinragendes Rohr darstellt, dessen Querdurchmesser nur  $62 \mu$  beträgt und das in ganzer Länge von dem ziemlich engen Ductus ejaculatorius (*de*) durchzogen wird, dessen mittlere Weite etwa  $14 \mu$  ausmacht. Die beiden Vasa deferentia (*vd*) münden an der vorderen Wand des Bulbus in den Ausspritzungskanal ein. Der Penisbulbus ist von verhältnismäßig geringer Größe, seine komplizierte Muskulatur wurde eben geschildert.

Die Ausführungsgänge der eosinophilen Penisdrüsen (*pdre*) verlaufen zwischen der geflechtartigen Muskulatur des Ductus ejaculatorius und den übrigen Muskelschichten des Penis im engeren Sinne und münden in den distalen Teil des von einem Plattenepithel ausgekleideten Ausspritzungskanals ein.

Der Uterus (*ut*) ist von ziemlich unregelmäßiger Form und besitzt ein im Mittel etwa  $70 \mu$  hohes Drüsenepithel, an das sich Ringfasern schließen. Der Uterusgang (*utd*) verläuft dicht unter der Rückenfläche, etwas seitlich von der Medianebene nach rückwärts; ein wenig hinter der Mitte des Atrium commune macht er eine knieförmige Biegung gegen die Ventralseite, wendet sich dann mit einer weiteren Biegung wieder nach vorn und mündet in den hinteren Abschnitt des Atrium femininum, dessen eigentümliche Lage oberhalb des gemeinsamen Vorhofes schon geschildert worden ist.

Die Oviducte (*ovd*) öffnen sich von den Seiten her in jene Partie des Uterusganges, an welcher er die zweite Biegung ausführt.

Das kernhaltige Epithel des Uterusganges ist kubisch bis nieder-

cylindrisch, seine mittlere Höhe beträgt  $12\ \mu$ ; die Kerne haben einen Durchmesser von etwa  $7\ \mu$ . Die Zellen tragen einen Saum von zarten, nach vorn gerichteten Cilien. Die Ringmuskulatur des Uterus setzt sich auf den Ausführgang fort.

Die Lage und Verbindung des Atrium femininum weichen hier von den gewöhnlich zu beobachtenden Verhältnissen in bemerkenswerter Weise ab; ähnliches ist meines Wissens nur bei zwei südamerikanischen Formen, nämlich der *Pl. dubia* Borelli und der *Pl. dimorpha* Böhmig von BÖHMIG<sup>1</sup> beobachtet worden. Allerdings zeigt im übrigen der männliche Copulationsapparat dieser beiden Species eine erheblich andre Konfiguration.

Wie aus der Darstellung hervorgeht, schließen sich die untersuchten Formen in ihrer gesamten Organisation innig an die bekannten Planarien-Arten an. Besonders hervorzuheben ist allerdings das Vorhandensein zahlreicher Sinnesgrübchen am Stirnrande, eine Eigentümlichkeit, die mir so wesentlich erscheint, daß man daran denken könnte, sie als Genuscharakter zu betrachten. Wenn ich von der Aufstellung eines besonderen Genus absehe, so geschieht dies mit Rücksicht darauf, daß die auch für *Pl. polychroa* nachgewiesenen Grübchen doch vielleicht weiter verbreitet sind, als dermalen bekannt ist. Es muß allerdings die Verschiedenheit in der Lage der Grübchen, die zwischen den hier behandelten Formen und *Pl. polychroa* besteht, hervorgehoben werden, doch wäre es nicht unmöglich, daß sich Übergänge bei andern Arten vorfinden. Jedenfalls wird man diesem Punkte in Zukunft besondere Aufmerksamkeit zu widmen haben; die Mitteilungen WILHELMIS über »Sinnesorgane der Auriculargegend bei Süßwassertricladien« haben ja gezeigt, daß Sinnesorgane, die ihrer Funktion nach den Sinnesgrübchen vielleicht entsprechen dürften, lange Zeit bei bekannten Formen übersehen worden sind.

Graz, im Mai 1909.

---

### Literaturverzeichnis.

1. W. E. BENDL, Beiträge zur Kenntnis des Genus Rhynchodemus. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. Leipzig. 1908.
2. L. BÖHMIG, Turbellarien: Rhabdocöliiden u. Tricladiden. Hamburger Magelhaensische Sammelreise. Hamburg. 1902.

---

<sup>1</sup> BÖHMIG, i. c., Fig. 34; T. II, Fig. 36.

3. L. BÖHMIG, Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXI. Leipzig. 1906.
4. — Turbellarien. Résultats du voyage du S. J. Belgica en 1897—1898—1899. Rapports scientifiques, Zoologie. Anvers. 1908.
5. B. BUSSON, Über einige Landplanarien. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der k. Akad. d. Wiss. Bd. CXII. Abt. I. Wien. 1903.
6. G. D. CHICHKOFF, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. de Biologie. T. XII. Liège. 1892.
7. G. W. CURTIS, On the Reproductive System of Planaria simplissima, a new species. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XIII. Jena. 1900.
8. — The life history, the normal vision and the reproductive organs of Planaria maculata. Proc. Boston Soc. nat. Hist. Vol. 30, Nr. 7. Boston. 1902.
9. G. DORNER, Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens. Schrift. d. phys.-ökon. Gesellsch. Königsberg. Bd. XLIII. Königsberg. 1902.
10. L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig. 1899.
11. P. HALLEZ, Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris. 1887.
12. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. Leipzig. 1897.
13. J. IJIMA, Unters. über den Bau und die Entwicklungsgesch. der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. Leipzig. 1884.
14. R. JANDER, Die Epithelverh. des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. X. Jena. 1897.
15. J. KENNEL, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Mecznikoff. Arb. a. d. Zool. Inst. in Würzburg. Bd. V. Würzburg. 1882.
16. — Untersuch. an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. III. Jena. 1889.
17. H. MICOLETZKY, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst andern Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII. Leipzig. 1907.
18. V. NEPPI, Über einige exot. Turbellarien. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. XXI. Jena. 1904.
19. W. SCHLEIP, Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. d. Tiere. Bd. XXIV. Jena. 1907.
20. F. STOPPENBRINK, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. Leipzig. 1905.
21. J. UDE, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. Leipzig. 1908.
22. J. WILHELMI, Sinnesorgane d. Auriculargegend bei Süßwassertricladen. Zool. Anzeiger. Bd. XXXIII, Nr. 12. Leipzig. 1908.
23. W. M. WOODWORTH, Contrib. to the morphol. of the Turbellaria. I. On the struct. of Phagocata gracilis Leidy. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard. Coll. Vol. XXI. Cambridge (Mass.). 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenerklärung:

- a*, vordere Längsnerven;  
*au*, Austrittsstelle der vorderen Längsnerven aus dem Centralteil;  
*af*, Außenfalte (äußere Penisscheide) am ♂ Copulationsorgan (*Pl. hoernesii*);  
*ah*, AUERBACHSEHER Hof.  
*atf*, Atrium genitale femininum;  
*atgc*, Atrium genitale commune;  
*atm*, Atrium genitale masculinum;  
*β*, kernähnliches Gebilde;  
*bm*, Basalmembran;  
*bom*, bogenförmige Fasern der Bulbusmuskulatur des Penis (*Pl. pinguis*);  
*bum*, Bulbusmuskulatur;  
*γ*, nucleolusartiges Gebilde;  
*γ'*, centrale Partie des nucleolusartigen Gebildes;  
*cd<sup>1</sup>*, vordere oder dors. Gehirncommissur;  
*cdr*, cyanophile Drüsen;  
*cl*, Cilien;  
*cm<sup>2</sup>*, mittlere Gehirncommissur;  
*cmv*, Commissuren der Markstämme;  
*copl*, konzentrisch geschichtetes Plasma (*Pl. graffi*);  
*cpl*, centraler Plasmakörper der Kristalloide (*Pl. graffi*);  
*cv<sup>3</sup>*, hintere oder ventrale Gehirncommissur;  
*D*, Darm;  
*de*, Ductus ejaculatorius;  
*drd*, Drüsengang;  
*drdd*, Schalendrüsen;  
*drdda*, Ausführungsgänge der Schalendrüsen;  
*drep*, Drüsenepithel;  
*drk*, Drüsenkante;  
*drz*, Drüsenzellen;  
*dvm*, dorsoventrale Muskelfasern;  
*dvp*, das Mesenchym des Penis durchziehende Längsmuskeln i. S. d. Org.;  
*edr*, *edr'*, eosinophile Drüsen;  
*eid*, Eiergang;  
*epn*, Epithelkerne;  
*ers*, erythrophiles Secret;  
*es*, eosinophiles Secret;  
*ha*, hakenartige Fortsätze an dem einen Ende der Spermatophore (*Pl. striata*);  
*hg*, Haftgrube;  
*hh*, heller Hof um *γ'* (*Pl. striata*);  
*hm*, Hautmuskelschlauch;  
*hō*, Höhlung des muskulösen Drüsenorgans (*Pl. böhmigi*);  
*if*, innere Penisscheide (Innenfalte) (*Pl. hoernesii*);  
*if'*, centrale Teilfalte von *if*, durch Spaltung (*Pl. hoernesii*);  
*if''*, periphere Teilfalte von *if*, durch Spaltung (*Pl. hoernesii*);  
*km*, kappenartige Verdickung der Membran von *rhbz* (?);  
*kō*, blaue Chromatinkörner in den merkwürdigen Zellen (*Pl. striata*);  
*lm*, Längsmuskeln des Atrium usw.;  
*lmd*, gekreuzte Längsfasern der Bulbusmuskulatur (*Pl. pinguis*);  
*lme*, *lme'*, äußere Längsmuskeln des Penis;  
*lmi*, innere Längsmuskeln des Penis;  
*lmv*, Längsfasern der Bulbusmuskulatur, die *lmd* entgegengesetzt sind (*Pl. pinguis*);  
*mkwz*, merkwürdige ins Epithel eingesprenzte Zellen;  
*mep*, besonders differenziertes Epithel des Atrium genitale masculinum (*Pl. pinguis*);  
*mu*, Mundöffnung;  
*mus*, muskulöses Drüsenorgan (*Pl. böhmigi*);  
*n*, Kern;  
*N*, Nervenstamm;  
*N I—IX*, paarige (sensible) Gehirnnerven;

- Ncd*<sup>1-3</sup>, dorsal verlaufende Gehirnnerven;
- nkl*, kleine Kerne in der Umgebung d. im Körper verstreuten riesigen Zellen (*Pl. graffi*);
- Nlv*, ventrale Längsnerven od. Markstämme;
- Nmp*, Randnervenplexus;
- Nopt*, Nervus opticus;
- npsl*, Lateralnerven der Markstämme;
- nrsz*, große Zellkerne der im Körper verstreuten riesigen Zellen (*Pl. graffi*);
- Nv I—VIII*, paarige ventrale Gehirnnerven;
- ov*, Keimstock;
- ovd*, Oviduct;
- pap*, Penisapille;
- pdr*, längsverlaufende Ausführungsgänge der Penisdrüsen;
- pdr'*, radiär verlaufende Ausführungsgänge der Penisdrüsen (*Pl. graffi*);
- pdr̄c*, *pdr̄c'*, cyanophile Penisdrüsen;
- pdr̄e*, *pdr̄e'*, eosinophile Penisdrüsen;
- pep*, Penisepithel;
- pg*, Porus genitalis;
- plk*, Plasmakuppe d. merkwürdigen ins Epithel eingesprengten Zellen;
- rdm*, Radiärmuskeln des Penis;
- rh*, Rhabditen;
- rhbz?*, Rhabditenbildungszellen (?);
- rm*, Ringmuskeln des Atrium masculinum usw.;
- rme*, äußere Ringmuskeln des Penis;
- rmi*, innere Ringmuskeln des Penis;
- rz*, dichtere Randzone des Plasmakörpers der merkwürdigen ins Epithel eingesprengten Zellen;
- sb*, Secretballen;
- sch*, Schale der Kristalloide (*Pl. graffi*);
- sep*, Sinnesepithel;
- sgr*, Sinnesgrübchen;
- skp*, unregelmäßig geformter Secretkörper im Uterus (*Pl. striata*);
- sl*, Schlinge des rechten Vas deferens vor seinem Eintritt in den Penisbulbus (*Pl. pinguis*);
- snl*<sup>1-4</sup>, Seitensinnesnerven;
- sp*, Sperma;
- spk*, *spk'*, kugelförmige Spermatiden im Uterus (*Pl. striata*);
- spm*, *spm'*, Membran, welche die im Uterus enthaltenen kugelförmigen Spermatiden umschließt (*Pl. striata*);
- spo*, Bruchstücke von Samenkanülen (*Pl. striata*);
- spoe*, Ende der Spermatophorenröhre (*Pl. striata*);
- spor*, in Auflösung begriffene Stücke von Samenkanülen (*Pl. striata*);
- spow*, Wandung der Spermatophorenröhren (*Pl. striata*);
- spz*, spindelförmige Zellen aus der Umgebung der riesigen im Körper verstreuten Zellen (*Pl. graffi*);
- str*, radiäre Streifensysteme in den merkwürdigen ins Epithel eingesprengten Zellen;
- te*, Hoden;
- ut*, Uterus;
- utd*, Uterusgang;
- uts*, Uterussecret;
- v*, Verbindung der Höhlung des muskulösen Drüsenorgans mit dem Atrium genitale (*Pl. böhmigi*);
- vac*, vacuolisiertes Plasma;
- vd*, Vas deferens;
- vg*, Verbindungsgang zwischen Atrium genitale femininum und Atrium genitale commune (*Pl. pinguis*);
- vs*, Vesicula seminalis;
- X*, rätselhafter, dem ♂ Geschlechtsapparat zuzurechnender Gang (*Pl. graffi*);
- zep*, zusammengedrücktes Epithel d. Uterusganges (*Pl. striata*);
- zyp*, Cylinderepithel im muskulösen Drüsenorgan (*Pl. böhmigi*);

## Tafel XVIII.

Fig. 1. *Planaria hoernesii* n. sp., von der Dorsalseite. 2,4/1.Fig. 2. *Planaria hoernesii* n. sp., von der Ventralseite. 2,4/1.

Fig. 3. *Planaria striata* n. sp., von der Ventralseite, mit umgeschlagenem Vorderende. 4,3/1.

Fig. 4. *Planaria graffi* n. sp., von der Ventralseite, mit umgeschlagenem Vorderende. 5/1.

Fig. 5. *Planaria böhmigi* n. sp., von der Ventralseite, mit umgeschlagenem Vorderende. 4,5/1.

Fig. 6. *Planaria pinguis* n. sp., von der Ventralseite, mit umgeschlagenem Vorder- und Hinterende. 5,2/1.

Fig. 7. *Planaria rava* n. sp., von der Ventralseite, mit umgeschlagenem Vorder- und Hinterende. 10/1.

Fig. 8. *Planaria hoernesii* n. sp. Vorderende mit Stirnrand und Sinnesgrübchen von der Dorsalseite. Vergr. etwa 13/1.

Fig. 9. *Planaria graffi* n. sp. Vorderende mit Stirnrand und Sinnesgrübchen von der Ventralseite. Vergr. etwa 12/1.

Fig. 10. *Planaria böhmigi* n. sp. Vorderende mit Stirnrand und Sinnesgrübchen. Aufsicht. Vergr. etwa 20/1.

Fig. 11. *Planaria pinguis* n. sp. Vorderende mit Sinnesgrübchen von der Dorsalseite. Vergr. etwa 14/1.

Fig. 12. *Planaria hoernesii* n. sp. Rhabditenbildungszelle (?) aus dem Epithel der Dorsalseite<sup>1</sup>. SEIBERT. Obj. VI, Oc. III. Gezeichnet in der Höhe des Objektisches. Vergr. etwa 950/1.

Fig. 13. *Planaria hoernesii* n. sp. Rhabditenbildungszelle (?) von zahlreichen kleinen Rhabditen umgeben. Aus dem Epithel der Dorsalseite. SEIBERT. Obj. V, Oc. II. Gez. in d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 500/1.

Fig. 14. *Planaria striata* n. sp. Merkwürdige Zelle aus dem dorsalen Epithel des Vorderendes. Obj. VI, Oc. II. Details mit homog. Immersion 1/20. Gez. in d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 780/1.

#### Tafel XIX.

Fig. 15. *Planaria striata* n. sp. Längsschnitt durch das Vorderende nahe der Mediane, mit Sinnesgrübchen. Obj. III, Oc. III. Gez. i. d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 230/1.

Fig. 16. *Planaria pinguis* n. sp. Kokon. 32/1.

Fig. 17. *Planaria graffi* n. sp. Kristalloide. Obj. VI, Oc. III. Gez. i. d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 940/1.

Fig. 18. *Planaria graffi* n. sp. Längsschnitt durch das Vorderende, mit im Mesenchym verstreuten Riesenzellen. Obj. III, Oc. II. Gez. i. d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 160/1.

Fig. 19. *Planaria graffi* n. sp. Einzelne Riesenzelle mit angrenzenden spindelförmigen Zellen aus dem Vorderende. Obj. V, Oc. II. Gez. i. d. Höhe d. Objekt. Vergr. etwa 500/1.

Fig. 20. *Planaria böhmigi* n. sp. Gehirnschema. Vergr. etwa 90/1.

In allen schematischen Figuren, welche auf den Copulationsapparat Bezug haben, ist gewöhnliches Epithel grau, Drüsenepithel schwarz gehalten und eingesenktes Epithel gestrichelt.

Fig. 21. *Planaria hoernesii* n. sp. Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 56/1.

<sup>1</sup> Sämtliche Schnittserien wurden mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

## Tafel XX.

Fig. 22. *Planaria hoernesii* n. sp. Querschnitt durch den Penis. Obj. I, Oc. III. Gez. i. d. Höhe des Objektts. Vergr. etwa 100/1.

Fig. 23. *Planaria hoernesii* n. sp. Querschnitt durch den Penis. Dieser Schnitt ist in einem Abstände von 125  $\mu$  von dem in Fig. 22 abgebildeten geführt. Obj. I, Oc. III. Gez. i. d. Höhe d. Objektts. Vergr. etwa 100/1.

Fig. 24. *Planaria hoernesii* n. sp. Querschnitt durch den Penis. Dieser Schnitt ist in einem Abstände von 120  $\mu$  von dem in Fig. 23 abgebildeten geführt. Obj. I, Oc. III. Gez. i. d. Höhe d. Objekttsches. Vergr. etwa 100/1.

Fig. 25. *Planaria striata* n. sp. Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 140/1.

Fig. 26. *Planaria striata* n. sp. Längsschnitt durch den Uterus und Anfangsteil des Uterusganges. Spermatophoren, Sperma und Secret. Obj. III, Oc. III. Gez. i. d. Höhe d. Objekttsch. Vergr. etwa 213/1.

## Tafel XXI.

Fig. 27. *Planaria graffi* n. sp. Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 85/1.

Fig. 28. *Planaria böhmigi* n. sp. Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 120/1.

Fig. 29. *Planaria böhmigi* n. sp. Biegung des Uterusganges im Querschnitt. Situationsbild. Obj. I, Oc. II. Vergr. etwa 80/1.

Fig. 30. *Planaria böhmigi* n. sp. Das muskulöse Drüsenorgan und seine Verbindung mit dem Atrium genitale commune im Querschnitt. Situationsbild. Obj. I, Oc. II. Vergr. etwa 80/1.

Fig. 31. *Planaria böhmigi* n. sp. Querschnitt durch das Proximalende des muskulösen Drüsenorgans. Obj. III, Oc. II. Gez. i. d. Höhe d. Objekttsches. Vergr. etwa 168/1.

Fig. 32. *Planaria pinguis* n. sp. Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 110/1.

# Das Integument von *Voeltzkowia mira* Bttgr.

Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut.

Von

Dr. W. J. Schmidt.

(Zoologisches und Vergleichend-Anatomisches Institut Bonn.)

Mit Tafel XXII—XXIV und 24 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	606
Technisches . . . . .	607
Morphologischer Teil . . . . .	610
1. Färbung und Zeichnung des Integuments . . . . .	610
2. Horn- und Knochenschuppe, ihre Beziehungen, ihre Form in den verschiedenen Körperregionen . . . . .	611
3. Stellung und Deckung der Schuppen . . . . .	624
4. Einfluß der Beschuppung auf die tieferen Hautschichten . . . . .	630
5. Präformierte Bruchstellen in der Haut des Schwanzes . . . . .	633
6. Bemerkungen zur Phylogenie der Horn- und Knochenschuppen bei Eidechsen . . . . .	636
Histologischer Teil . . . . .	645
I. Epidermis . . . . .	645
1. Schichten der Epidermis . . . . .	645
2. Hautsinnesorgane . . . . .	671
II. Corium und Unterhautbindegewebe . . . . .	680
1. Subepidermoidale Schicht und Verbindung von Epidermis und Cutis	681
2. Pigment . . . . .	684
3. Knochenplättchen . . . . .	687
4. Straffes Corium . . . . .	695
5. Subcutane Schicht . . . . .	701
6. Nerven . . . . .	705
III. Entwicklung des Integuments am regenerierten Schwanz . . . . .	708
Literaturverzeichnis . . . . .	713
Erklärung der Abbildungen . . . . .	716

## Einleitung.

*Voeltzkowia mira* ist eine fußlose, in West-Madagaskar heimische Echse, die zu den Anelytropiden gehört (A. VOELTZKOW, 1893, S. 43, O. BÖTTGER, 1893, S. 116—117), jener kleinen, den Scincoiden nahestehenden Familie. Erwachsene Tierchen sind etwa 10—14 cm lang, wovon ungefähr die Hälfte, manchmal weniger, seltener etwas mehr, auf den Schwanz entfällt<sup>1</sup>. Der Kopf ist niedergedrückt, die Schnauze zugespitzt und über den Unterkiefer vorgezogen. Der Rumpf ist von gleichbleibender Dicke und fast drehrund, da die Bauchseite nur ganz wenig abgeflacht erscheint; sein Querdurchmesser beträgt annähernd 4—5 mm. Der Schwanz ist im Querschnitt vollkommen kreisförmig, verjüngt sich nach hinten nur sehr langsam und endigt in einer stumpfkegelförmigen, etwas nach oben gewandten Spitze. Von Gliedmaßen ist beim erwachsenen Tier äußerlich nichts zu sehen; dagegen besitzen die Embryonen Fußstummel (VOELTZKOW, 1893, S. 46). Während bei den (konservierten) erwachsenen Tieren das unter einer Ocularschuppe verborgene, rudimentäre Auge nur als ein ganz schwacher dunkler Fleck durchschimmert, zeigen die Embryonen (nach VOELTZKOW) wohlkenntliche Augen.

*Voeltzkowia* lebt etwa 1 Fuß tief unter der Erde in losem oder lockerem Sande, in dem es (nach gütiger schriftlicher Mitteilung von Herrn Prof. VOELTZKOW) förmlich schwimmt. Der Darminhalt eines Exemplares ließ unter dem Mikroskop nicht näher bestimmbare Trümmer von Chitinpanzern, -mundteilen und -haaren erkennen, so daß die Nahrung unsres Tierchens wohl kleine Kerfe bilden.

Diese Angaben über die äußere Erscheinung und Lebensweise der *Voeltzkowia* mögen für unser Vorhaben, die Untersuchung des Integumentes, genug sein. —

Das Material stammte aus einer Sammlung von Eidechsen, die mir seinerzeit (SCHMIDT, 1909, S. 414) vom SENCKENBERGischen Museum in Frankfurt a. M. überlassen wurde; außerdem entnahm ich einige Hautstücke von Exemplaren, die Prof. VOELTZKOW dem Bonner Zoologischen Institut zur Untersuchung des Skelettes zur Verfügung

<sup>1</sup> Acht von mir gemessene Exemplare besaßen folgende Größen: 1) Kopf + Rumpf = 7 cm; Schwanz = 7 cm. 2) K. + R. = 5,5 cm; S. = 5 cm. 3) K. + R. = 7 cm; S. = 6,5 cm. 4) K. + R. = 7 cm; S. = 3 cm. 5) K. + R. = 5,8 cm; S. = 5 cm. 6) K. + R. = 7,4 cm; S. = 4,2 cm. 7) K. + R. = 5,5 cm; S. = 5,6 cm. 8) K. + R. = 6,2 cm; S. = 6,8 cm. Vgl. dagegen BÖTTGER.

stellte. Schon damals machte ich einige Beobachtungen, die mich veranlaßten, das Integument der *Voeltzkowia* einer genaueren Untersuchung zu unterziehen: einerseits bietet es durch seine Pigmentarmut und geringe Dicke ein günstiges Objekt zur Klarstellung gewisser Verhältnisse, andererseits handelt es sich um eine seltene und eigenartige Form, die eine genauere Bearbeitung verdient und zum Vergleich mit den von vielen Forschern untersuchten heimischen Echsen herausfordert. Mein Plan war, allen am Aufbau der Haut beteiligten Bildungen möglichst gleichmäßige Beachtung zu schenken und so ein Gesamtbild ihrer Beschaffenheit zu entwerfen; aber an mehr als einer Stelle mußte diese Absicht ein frommer Wunsch bleiben.

### Technisches.

Sowohl Total- als auch Schnittpräparate der Haut wurden angefertigt. Gerade die ersten, die heute, im Zeitalter der Schnittmethode, meist etwas stiefmütterlich behandelt werden, gaben über viele Verhältnisse leichter und sicherer Aufschluß als Schnitte.

Einzelne Schuppen ungefärbt, oder mit Pikrokarmine gefärbten Hautstücken entnommen, in Glycerin aufgehellte oder in Kanadabalsam übergeführt, dienten mir zur Feststellung der Form der Schuppen in den verschiedenen Körperregionen, zur Untersuchung der morphologischen Verhältnisse der Cutisverknöcherungen und der gegenseitigen Beziehungen von Horn- und Knochenschuppen, ferner zum Studium der Verteilung der Hautsinnesorgane. Die Knochenplättchen völlig zu isolieren, gelingt leicht durch Maceration in Kalilauge. Um die winzigen Knochentäfelchen beim Auswaschen der Kalilauge und dem Behandeln mit steigendem Alkohol usw. nicht zu verlieren, zentrifugierte ich sie jedesmal vor dem Wechseln einer Flüssigkeit auf den Boden des als Gefäß benutzten Röhrchens zusammen. Zur Darstellung der »Skulpturen« auf der Schuppenoberfläche brachte ich einzelne Schuppen 1—2 Tage in 1/2%ige wässrige Silbernitratlösung, eine Methode, die TODARO (1878, S. 1076 und 1082) für diesen besonderen Zweck zuerst mit gutem Erfolg angewandt hat. Bei dem fixierten Material gelang die Schwärzung der Zellkonturen nicht an allen Schuppen gleich gut, und war an manchen auch nicht durch Anwendung von Reduktionsmitteln, wie Formol, zu erzwingen. Da die Knochentäfelchen in derartigen Präparaten tiefschwarz, wie mit Tusche gezeichnet, hervortreten, war es nötig, die Hornschuppe von den Knochentäfelchen zu lösen, was nach dem Verweilen in der

Silbernitratlösung (wohl infolge der Wasseraufnahme) auffallend leicht gelang.

Hautstücke zeigen, bei mäßiger Vergrößerung von der Fläche betrachtet, ein recht verwickeltes Bild, indem je nach der Art der Beleuchtung bald das zierliche Mosaik der Cutisverknöcherungen sichtbar wird, bald verschiedene Systeme sich überschneidender Konturen erscheinen, die durch die Ränder der Schuppen, ihre Anwachs- und Abdrucklinien, sowie ein subkutan gelegenes Netz von Nerven und Blutgefäßen hervorgerufen werden. Zu einer klaren Vorstellung von der Art der Deckung der Schuppen kann man daher nur durch den Vergleich verschiedenartig hergestellter Präparate kommen. Ungefärbte Hautstücke in Kanadabalsam, besser noch in Glyzerin aufgehellt, lassen bei geeigneter Spiegelstellung gut die Knochenplättchen, auch die Anwachslien der Schuppen erkennen, dagegen sehr schlecht die Umrisse der Schuppen. Diese letzten treten an gefärbten Hautstücken (Pikrokarmin, neue Vorschrift nach GRÜBLER) wenigstens am proximalen Schuppenrand, wo dieser einzig von Knochen gebildet wird (s. S. 613), schon deutlicher hervor, aber der außerordentlich dünne, distale, freie Schuppenrand wird trotz seiner intensiven Gelbfärbung nicht sichtbar infolge der stark rot gefärbten Knochenplättchen der darunter liegenden, gedeckten Schuppen. Die Darstellung der freien Schuppenränder (und auch der Anwachslien) gelang mir aber sehr gut mittels folgenden Verfahrens, das sich auch sonst zur Darstellung größerer Oberflächenstrukturen mit Vorteil anwenden läßt. Ein in Alkohol aufgehobenes Hautstück wird auf seiner Oberseite mit Fließpapier abgetrocknet und dann vermittels der Fingerbeere leicht mit schwarzer, flüssiger Tusche eingerieben. Hierbei wird die Tusche in die feinen Spalträume zwischen den freien Rändern der Schuppen eingesaugt. Nach kurzer Zeit ist die Tusche etwas angetrocknet, und nunmehr kann der auf den Schuppen befindliche Überschuß mit Fließpapier entfernt werden. Darauf wird das Hautstück entwässert und durch Xylol in Kanadabalsam übergeführt. Alsdann tritt, schon dem unbewaffneten Auge erkennbar, der freie Rand der Schuppen durch die Schwärzung seiner Unterseite deutlich hervor, und unter dem Mikroskop sieht man sehr gut die Anwachslien der Schuppen, da die Tusche sich besonders stark in den Falten abgesetzt hat, welche das Epithel auf der Unterseite des freien Schuppenrandes in dieser Gegend bildet. Auch beim Tingieren von Hautstücken mit DELAFIELDS Hämatoxylin kamen manchmal die Anwachslien gut zum Vorschein.

Zur Untersuchung des Verlaufs der Bindegewebsfasern in der Cutis färbte ich unversehrte oder auch der Schuppen beraubte Hautstücke mit Pikrinsäure-Wasserblau (50 Raumteile konz. wässrige Pikrinsäure + 1 Raumteil konz. wässriges Wasserblau) oder Pikrinsäure-Säurefuchsin (nach VAN GIESON). Der Nachweis der Blutgefäße und Nerven gelang am besten an Thioninpräparaten.

Infolge der geringen Dicke der Haut und insbesondere der Knochentäfelchen gelang es verhältnismäßig leicht, gute und genügend dünne Schnitte zu erhalten, was im allgemeinen bei erwachsenen Eidechsen mit Hautverknöcherungen nicht der Fall ist (vgl. OTTO, 1908, S. 194). Ein Gemisch von 5 Teilen chemisch reiner Salpetersäure auf 100 Teile 95%igen Alkohol entkalkte die Hautstücke in 2 Tagen vollkommen und schonend. Zur Neutralisation der überschüssigen Säure, die, unvollkommen entfernt, beim Färben Mißstände hervorrufen kann, diente präzipitiertes Calciumkarbonat, das reinem 95%igen Alkohol zugesetzt wurde. Zum Überführen der entwässerten Objekte in Paraffin (Schmelzpunkt etwa 50° C) nahm ich nach mehrfachem Versuch mit andern Intermedien schließlich nur noch Cedernöl, dem ich die guten Eigenschaften, die LEE (1907, S. 86) ihm zuschreibt, nur nachrühmen kann: die mit Cedernöl behandelten Objekte erwiesen sich im Paraffin bei weitem nicht so hart, brüchig und unelastisch, wie sie durch die Benutzung andrer Intermedien wurden. Zur Herstellung der Schnitte benutzte ich das JUNGSche »Studentenmikrotom« Modell B. mit automatischer Einstellung der Schnittdicke, das sich für das Schneiden solch harter Objekte so brauchbar erwies, wie kein andres der mir zur Verfügung stehenden Mikrotome. Der einzige Nachteil des benutzten Instrumentes gegenüber andern Konstruktionen ist die Unmöglichkeit, die Schnittebene des einmal befestigten Objektes — abgesehen von der Drehung um eine vertikale Achse — zu ändern und das kleine Intervall, innerhalb dessen die Mikrometerschraube das Objekt hebt. Immer habe ich die Haut mit einer möglichst dicken Unterlage von Muskulatur geschnitten, und zwar so, daß das quer-gestellte Messer zuerst die Haut, dann die Muskellage passierte. Unter der Berücksichtigung der vorstehenden Maßregeln gelang es mir, gute Schnitte von 10  $\mu$  Dicke zu erhalten.

Neben der Stückfärbung mit Boraxkarmin und Pikrokarmin kamen für die Schnitte als Kernfarben Thionin, DELAFIELDS Hämatoxylin und M. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin zur Anwendung. Diese Farben wurden mit Eosin, Orange G und dem VAN GIESONschen Pikrinsäure-Säurefuchsin-Gemisch und Wasserblau

kombiniert. Zur Prüfung auf elastische Elemente gebrauchte ich UNNAS saure Orceinlösung und WEIGERTS Resorzinfuchsin.

Über das Verhalten der einzelnen Gewebsbestandteile zu diesen Farbstoffen werde ich an seiner Stelle im einzelnen berichten.

Die Arbeit gliedert sich in einen morphologischen (das Wort in seiner älteren Bedeutung angewandt) und einen histologischen Teil; naturgemäß kann die Sondernung keine durchaus vollkommene sein; indessen glaube ich, daß die Darstellung vereinfacht worden ist, indem ich im histologischen Abschnitt nicht gezwungen bin, die Auseinandersetzungen durch topographische Erörterungen zu unterbrechen, sondern mich auf den ersten Teil stützen kann.

## Morphologischer Teil.

### 1. Färbung und Zeichnung des Integuments.

Die Haut von *Voeltzkowia* fühlt sich sehr glatt an und glänzt stark. Ihre Farbe ist so auffällig hellgelb, daß man in dem wurmförmigen Tierchen beim ersten, flüchtigen Sehen alles andre als eine Eidechse vermuten möchte. Wir werden im histologischen Teil sehen, daß dies seine Ursache in der sehr schwachen Entwicklung des Pigmentes hat, die man wohl auf den Aufenthalt im Dunklen, vielleicht auch auf den Druck des umgebenden Mediums (TORNIER, 1904, S. 1213—1214) zurückführen darf. Nur auf der Rückenseite tritt eine wenig auffällige, einfarbige, aber zierliche Zeichnung auf, deren Deutlichkeit nach den Individuen wechselt. Sie besteht aus kleinen, gelblich-braunen, länglich-ovalen Flecken, deren größter Durchmesser in die Querrichtung des Tieres fällt. Diese Muster, hervorgerufen durch eine Pigmentansammlung im mittleren Teil einer jeden Schuppe, sind wie die Schuppen angeordnet und stehen demnach einerseits in parallelen longitudinalen Reihen, anderseits in Schrägzeilen. Die Anordnung der Flecken in Längsreihen tritt etwas mehr hervor als die andre, so daß man an die Längsstreifung erinnert wird, die manche schlank gebaute Echsen, z. B. *Seps*, aufweisen. Untersucht man einen solchen Flecken bei Lupenvergrößerung, so erkennt man, daß er durch feine helle Linien in eine geringe Anzahl, meist vier, kurzstäbchenförmige Teilflecken zerfällt, die stärkeren Pigmentanhäufungen im Bereich über je einem Knochenplättchen der später zu beschreibenden Mosaikschuppe entsprechen (vgl. Textfig. B); die hellen Linien sind die Teilspalte zwischen den Mosaikplättchen (s. u.). Manche Individuen zeigen die geschilderte Zeichnung besonders gut im Schwanzabschnitt.

Allgemein ist die Zeichnung der Schwanzspitze gut ausgeprägt; hier greift sie oft auch auf die Bauchseite über. Nach den Seiten zu wird die Zeichnung des Rückens schwächer und verschwindet bald.

Der Kopf hat auf der Unterseite die Färbung des Bauches. Seine Oberseite ist bei manchen Exemplaren ein wenig heller als der Rücken im allgemeinen; immer zeichnen sich das Rostrale und die Supralabialschuppen durch eine auffallend lichte Farbe vor der Umgebung aus. Die auf der Rückenseite im übrigen vorhandene Zeichnung ist auf der Oberseite des Kopfes entsprechend der Form der Kopfschuppen etwas verändert.

## 2. Horn- und Knochenschuppe, ihre Beziehungen, ihre Form in den verschiedenen Körperregionen.

Morphologisch betrachtet sind die Schuppen der Reptilien Cutispapillen, welche die verhornte Epidermis überzieht. Angebahnt wurde diese Erkenntnis insbesondere durch die Arbeiten von BLAINVILLE, HEUSINGER, RATHKE (s. TODARO, 1878, S. 1073—1074), zuerst deutlich ausgesprochen von LEYDIG (1857, S. 80; 1872, S. 6; 1873, S. 770). Die Form dieser Gebilde ist bei den einzelnen Arten eine überaus mannigfache und schon seit langem als systematisches Merkmal verwertet. Neuerdings hat SOKOLOWSKY (1899) sich mit dieser Seite des Integuments der Lacertilien beschäftigt, seine verschiedenen Erscheinungsformen auf ihren phyletischen Zusammenhang geprüft und die mannigfachen Zwischenstufen von der kleinen, radiärsymmetrischen Höckerpapille bis zur nach hinten gerichteten, abgeflachten, bilateral symmetrisch gewordenen »Schuppe« im engeren Sinne mit treffenden Namen bezeichnet.

Früh schon war es bekannt geworden, daß in den Schuppen mancher Echsen Verknöcherungen auftreten. Wiederum war es LEYDIG (1857, S. 90; 1868, S. 71—72, 75—77; 1872, S. 15—16; 1873, S. 770; 1876, S. 193—197), der diese Ossifikationen als erster einer sorgfältigen Prüfung unterzog. Jüngst hat OTTO (1908) diesem Gegenstand besondere Aufmerksamkeit geschenkt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Da OTTO (1908, S. 196—202) eine ausführliche Übersicht der Literatur über Hautverknöcherungen bei Sauriern gibt, so verweise ich auf seine Arbeit. Außer den dort angeführten von PALLAS, HEUSINGER, DUMÉRIL-BIBRON, GIUSEPPE DI NATALE, E. BLANCHARD, DE FILIPPI, CARTIER, LEYDIG, KERBERT, BATELLI, GEGENBAUR, MAURER bin ich noch Angaben über Hautverknöcherungen bei Echsen begegnet in den Abhandlungen von WIEDERSHEIM (1875, S. 504 — *Phylodactylus*). TODARO (1878, S. 1101—1102, Tab. I, Fig. 1. — *Ascalabotes*, *Seps*),

Nach seinen Untersuchungen bei Brevilinguiern und Ascalaboten unterscheidet OTTO (S. 195) in morphologischer Hinsicht zwei Typen von Knochenschuppen: entweder korrespondiert die »Knochenschuppe« mit der überdeckenden »Hornschuppe«, oder aber es existiert keine deutliche Beziehung zwischen beiden Gebilden. Im ersten Falle kann die Knochenschuppe aus einem einzigen Stück bestehen (*Anguis*, *Pseudopus*, *Zonurus*) oder aus einer Anzahl von Plättchen, die mosaikartig zu einem Komplex zusammentreten, welcher der zugehörigen Hornschuppe entspricht (*Scincus*, *Gongylus*, *Seps*, *Lygosoma*, *Mabuia*, *Acontias*). Die letzte Form der Knochenschuppe bezeichne ich im folgenden kurz als »Mosaikschuppe«. Keine Beziehung zwischen Horn- und Knochengebilden ist nach OTTOS Untersuchungen bei den Geckoniden vorhanden.

Bis jetzt sind Cutisverknöcherungen bei den Geckoniden, Zonuriden, Anguiden, Helodermatiden, Gerrhosauriden, Scincoiden und Anelytropiden bekannt geworden (s. Anm. S. 611—612). —

OTTO hält die einfache Knochentafel des ersten Typus für den ursprünglichen Zustand und glaubt, daß aus ihr die Mosaikschuppe durch Spaltung in einzelne Teile hervorgegangen ist. Diese Ansicht stützt sich vor allem auf die Anordnung der Knochenzellen, die nicht dem Umriß der einzelnen Knochenplättchen, sondern dem der Mosaikschuppe parallel verläuft.

Bei der einfachsten Mosaikschuppe erscheint die ursprüngliche, einheitliche Knochentafel durch zwei oder mehr in der Längsrichtung des Tieres verlaufende Teilspalte in drei oder mehr Täfelchen zerlegt (s. Otto, 1908, Textfig. 10, S. 224); die beiden äußersten Täfelchen heißen Eckplatten<sup>1</sup>, die mittleren Längsplatten. Durch weitere, in der Querrichtung der Schuppe auftretende Teilspalte werden die Längsplatten in proximale, dem Schuppenfuß zugewandte, und in distale, nach dem freien Schuppenrand hin liegende Längstäfelchen gegliedert. Weiterhin können die Eckplatten wiederum durch längsgerichtete Teilspalte in eine Anzahl von Plättchen zerfallen; von diesen behält das äußerste jederseits den Namen Eckplatte (sekundäre Eckplatte zum Unterschied von der ungeteilten primären), während die nach innen folgenden ihrer geknickten Form wegen Winkelplatten

---

LWOFF (1884, S. 333 — *Hatteria*), BOULENGER (1885, Vol. II, S. 300 — *Helodermatidae*, S. 119 — *Gerrhosauridae*, S. 119 — *Anelytropidae*, S. 430), KRAUSS (1905, S. 336 — *Gongylus*).

<sup>1</sup> Ich übernehme für die Bezeichnung der Teile der Mosaikschuppe die Benennungen von OTTO in etwas spezialisierter Form.

genannt werden; ich bezeichne die Winkelplatten mit fortlaufenden Ziffern, von außen angefangen. Schließlich können noch zwischen proximalen und distalen Längsplättchen, als von ihnen abgelöste Stücke, Centralplättchen auftreten.

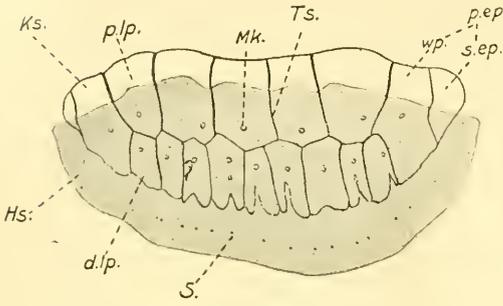
Gehen wir nach diesen einführenden Bemerkungen zur Betrachtung des Schuppenkleides der *Voeltzkowia* über. Die Schuppen sind so klein, glatt und dicht aneinander schließend, daß man sie erst bei genauerem Zusehen wahrnimmt. Zwanglos lassen sie sich nach ihrer Form und dem Grad der Deckung, sowie nach dem Verhalten der Knochenplättchen als Rumpf- und Kopfschuppen unterscheiden; den ersten sind auch die Schuppen des Schwanzes eingerechnet.

Wir untersuchen zunächst die einfacheren Rumpfschuppen. Ein Blick auf die Textfig. *A—H*, die Schuppen von den verschiedensten Stellen des Rumpfes wiedergeben, belehrt, daß die Rumpfschuppen der *Voeltzkowia* nach der sechseckig-rundlichen Form als cycloide, nach dem Verhalten ihrer Verknöcherungen als Mosaikschuppen zu bezeichnen sind. Die Anordnung der Knochenplättchen ist im wesentlichen symmetrisch in einer Schuppe.

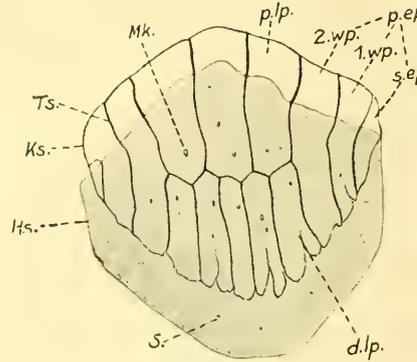
An der proximalen Seite einer isolierten Schuppe, mit der sie in der Haut festsaß, am »Fuß« oder der »Wurzel«, ragt die Knochen- schuppe (*Ks.*) unter der Hornschuppe (*HS.*) unbedeckt hervor, dagegen erreicht sie nicht den distalen, freien Rand der Hornschuppe (Textfig. *A—H*), was auch aus Längsschnitten (Textfig. *R, S*) hervorgeht, und ebenfalls nicht die seitlichen Ränder. Die Umrisse von Horn- und Knochenschuppe sind aber im wesentlichen gleichgeformt und erscheinen nach dem eben Gesagten wie in der Längsrichtung des Tieres gegeneinander verschoben. Der proximale Rand der Hornschuppe ist über jedem Knochenplättchen in charakteristischer Weise konvex ausgebuchtet (Textfig. *B*). Solche Ausbuchtungen sind auch bei andern Formen, noch stärker ausgeprägt, beobachtet worden (*Scincus, Lygosoma, Acontias, Mabuya, Gongylus* — OTTO, 1908); hier entsprechen ihnen Vertiefungen auf der oberen Seite der proximalen Längsplättchen. Bei *Voeltzkowia* sind diese Vertiefungen sehr schwach, oft gar nicht ausgebildet und nur auf Schnitten erkennbar.

Die ganze Schuppe ist nicht eben, sondern erscheint im wesentlichen in zweifacher Weise verbogen: einmal ist sie in Anpassung an die Rundung des Körpers in der Querrichtung gewölbt, was am besten an Querschnitten durch den Körper der *Voeltzkowia* (Textfig. *U*), aber auch schon an isolierten Schuppen bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube zu sehen ist; dann aber ist der freie Schuppenrand

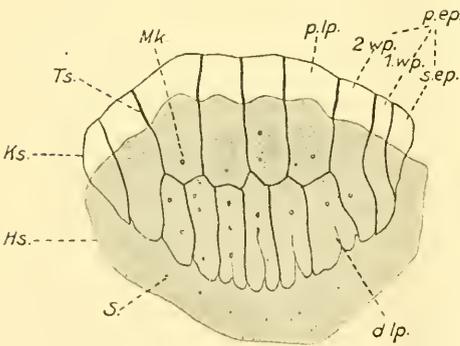
zur Erzielung eines dichten Aneinanderschließens der Schuppen auf den Körper zu leicht umgeknickt (Textfig. S). Die Oberfläche der Schuppe ist glatt; Kielbildungen fehlen durchaus; sie wären bei der grabenden Lebensweise auch unangebracht. So bilden die Schuppen ein glattes, dicht schließendes Kleid, das beim Wühlen im Sande die Reibung



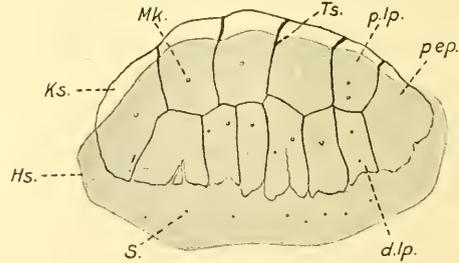
Textfig. A.



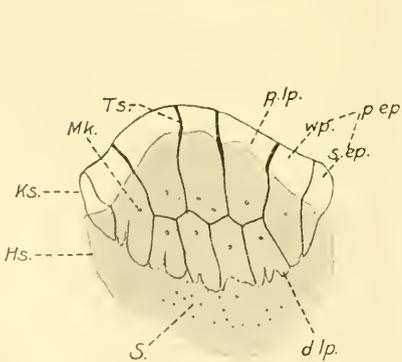
Textfig. C.



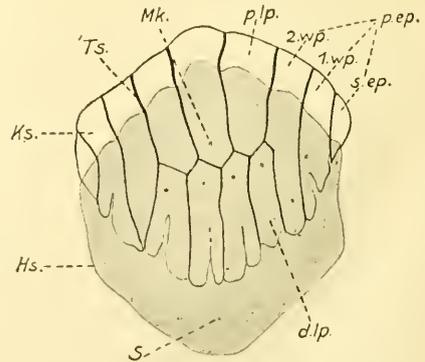
Textfig. B.



Textfig. D.

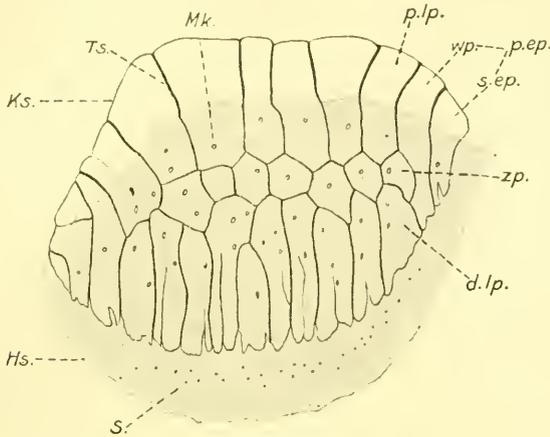


Textfig. E.

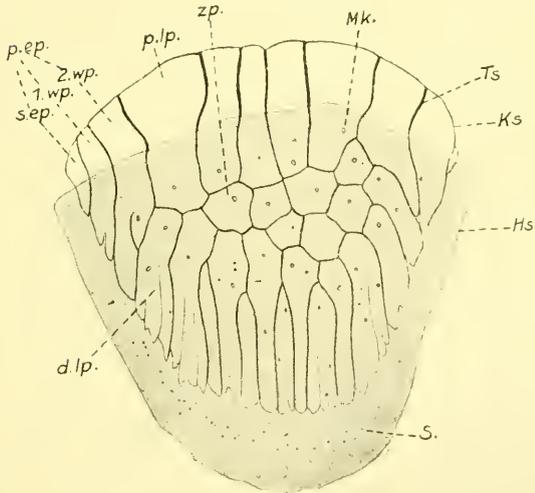


Textfig. F.

des Körpers mit dem umgebenden Medium nach Möglichkeit herabsetzt und ein Eindringen von Sandkörnern ins Integument ausschließt.



Textfig. G.



Textfig. H.

Textfig. A—H. Rumpfschuppen, und zwar A—D von der Rückenseite, E—H von der Bauchseite: A unmittelbar hinter dem Kopf, B etwas mehr nach hinten, C von der Mitte des Rumpfes, D vom Schwanzende, E von der Kehlgegend, F vom Bauche, G rechte Cloakenschuppe, H linke Cloakenschuppe. Man beachte die Veränderung der Größenverhältnisse von Längs- und Querdurchmesser der Schuppen in der Reihe A—D. — Ks., knöcherne Schuppe; Hs., Hornschuppe; Ts., Teilspalt; Mk., Markkanal; S., Tastorgan; p.lp., proximale Längsplatte; d.lp., distale Längsplatte; p.ep., primäre Eckplatte; s.ep., sekundäre Eckplatte; wp., Winkelplatte; 1.wp., erste Winkelplatte; 2.wp., zweite Winkelplatte; zp., Zentralplatte. In Fig. B ist die Pigmentierung eingetragen; die Beziehung zwischen Pigmentverteilung und Knochenplättchen ist ersichtlich. —

Vergr. 30 fach.

Die proximalen und distalen Längsplättchen der Knochenschuppe (*p.lp.*, *d.lp.*, Textfig. *A—H*) lassen sich als annähernd länglich viereckig bezeichnen, und zwar ist meist bei den proximalen die dem Schuppenfuß zugewandte kurze Seite des Vierecks größer als die andre, während es sich bei den distalen umgekehrt verhält. Die distalen Längstäfelchen sind ausgezeichnet durch oft sehr tief einschneidende, vom freien Rand beginnende Spalten, die eine weitere Zerlegung dieser Plättchen anstreben. Die primären Eckplatten (*p.ep.*, Textfig. *D*) sind die größten aller Täfelchen der Mosaikschuppe, nach innen durch zwei in stumpfem Winkel aufeinander stoßende Kanten, nach außen durch eine Kurve, etwa ein Stück einer Kreislinie, begrenzt. Tritt die Teilung der Eckplatten in sekundäre Eckplatten (*s.ep.*) und Winkelplatten (*w.p.*) ein, dann bildet die sekundäre Eckplatte das kleinere Stück (Textfig. *A, E*); mit der fortschreitenden Zerlegung der Winkelplatte wird der auf die sekundäre Eckplatte entfallende Anteil immer geringer, so daß diese vielfach das kleinste Plättchen der Mosaikschuppe darstellt (*s.ep.*, Textfig. *B, C*). Die Winkelplatten sind langgestreckt, nach außen in stumpfem Winkel geknickt, oder entsprechend bogig geschweift. Die Centralplatten (*z.p.*, Textfig. *G, H*) erscheinen als polygonale, meist sechseckige, annähernd isodiametrische Plättchen, die an Größe hinter den übrigen Mosaiktäfelchen der gleichen Schuppe zurückstehen. Unter Berücksichtigung der für die verschiedenen Plättchenformen angegebenen Merkmale lassen sie sich, selbst wenn sie durch Maceration vollständig isoliert und durcheinander geworfen sind, in den meisten Fällen sicher unterscheiden.

Auf Längsschnitten (Textfig. *R, S, T*) läßt sich feststellen, daß die Dicke der Knochenplättchen nicht überall die gleiche ist: die proximalen Längsplatten werden an der dem Schuppenfuß zugewandten Seite allmählich dünner, während die distalen Längsplatten in umgekehrter Richtung nach dem freien Schuppenrand zu nach und nach an Stärke abnehmen. Weniger deutlich ist die gleiche Erscheinung bei den Eckplatten und Winkelplatten zu beobachten. Daraus ergibt sich für die ganze Knochenschuppe, daß sie in der Mitte am dicksten ist, proximal und vor allem distal, weniger dagegen nach den Seiten zu an Stärke verliert. Durch dieses Verhalten der Knochentäfelchen wird die Biegsamkeit der Schuppen erhöht, ohne daß dadurch eine Herabsetzung ihrer Schutzwirkung eintritt, da an den verdünnten Stellen die Schuppen mehrfach übereinanderliegen (s. Textfig. *R, S, T* und S. 629).

In den Knochentäfelchen finden sich kleine, runde Löcher (*Mk.*,

Textfig. A—H), die HAVERSSchen oder »Mark«-Kanäle LEYDIGS (1868, S. 72 und 77), die zum Durchtritt von Gefäßen und Nerven dienen. Bei *Voeltzkowia* zeigen sie in ihrem Verhalten große Ähnlichkeit mit denjenigen von *Scincus*, *Gongylus*, *Seps*, *Lygosoma*, *Acontias*, *Mabuia* (OTTO, 1908). Meist durchbohren die Markkanäle die Plättchen senkrecht zu ihrer oberen und unteren Fläche; nur einige in den distalen Längsplättchen verlaufen schräg durch die Dicke des Knochens und zeigen so einigen Anklang an *Anguis*, wo sie auf der Oberfläche divergierend verlaufen und zu Furchen werden« (LEYDIG, 1857, S. 90). Die Markkanäle sind in den Knochentäfelchen der *Voeltzkowia* in regelmäßiger Weise verteilt, und zwar so, daß jedes proximale Längstäfelchen meist einen größeren, seinem distalen Ende genäherten Markkanal aufweist, der in den verschiedenen gleichnamigen Täfelchen so angeordnet ist, daß eine Linie zustande kommt, die dem Rand des Schuppenfußes parallel verläuft. Ähnlich verhält es sich mit den distalen Längstäfelchen; auch hier hat jedes Täfelchen einen Markkanal in seinem basalen Teil; die Markkanäle aller dieser Plättchen bilden eine Linie, welche die Form des distalen Schuppenrandes wiederholt (Textfig. A). Häufig treten aber in den distalen Längsplättchen weitere HAVERSSche Kanäle auf, die in einer Längsreihe in der Mittellinie jedes Täfelchens angeordnet sind und deren äußerst gelegene oft mit dem Ende der oben erwähnten, tief einschneidenden Spalten verschmelzen. So wird die Mittellinie der distalen Längsplättchen durch die vielfache Durchbrechung mehr geschwächt und erklärt die Neigung dieser Täfelchen, sich weiter längs zu spalten (Textfig. B). Den Winkelplatten, noch öfter den Eckplatten, fehlen die Markkanäle manchmal. Die Centralplatten sind meist in der Mitte von einem einzigen Markkanal durchbohrt.

Die großen, mit Fettzellen erfüllten Hohlräume in den Knochenplättchen, die Markräume (LEYDIG, 1868, S. 76) bei *Gongylus* und *Seps* (OTTO, 1908, S. 221) fehlen der *Voeltzkowia*. Indessen beobachtete ich in vereinzelt Fällen in den proximalen Längsplättchen — das sind die Stellen, an denen bei den erwähnten Formen die Markräume auftreten — große rundliche, die Knochentäfelchen vollständig durchsetzende Löcher.

Die Teilspalten (*Ts.*, Textfig. A—H) erweitern sich beträchtlich da, wo die Knochenplättchen an der Schuppenwurzel frei unter der Hornschuppe vorstehen, was auch LEYDIG (1868, Taf. V, Fig. 36) in seiner Abbildung der *Gongylus*-Schuppe deutlich wiedergibt.

Um einige Größenangaben zu machen, sei erwähnt, daß der

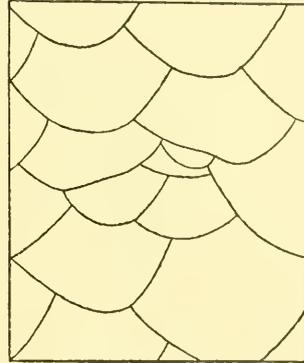
Längsdurchmesser (cranio-caudal) der Hornschuppe in Textfig. *A* 0,9 mm, in *F* 1,3 mm, in *H* 1,8 mm beträgt, während die zugehörigen Querdurchmesser 1,8 mm, 1,1 mm und 1,6 mm sind. Länge und Breite des in Textfig. *F* mit *Mk.* angezeichneten Mosaiktäfelchens sind 0,182 bzw. 0,608 mm. Der mittlere Durchmesser der Centralplättchen in Textfig. *G* ist etwa 0,2 mm. Die Dicke der Knochentäfelchen in der Mitte der Schuppe finde ich durchschnittlich zu 0,021—0,029 mm.

Der im vorstehenden geschilderte Schuppentypus des Rumpfes erleidet in den verschiedenen Regionen desselben mehr oder minder starke Abänderungen. Statt einer eingehenden Beschreibung verweise ich auf die Textfig. *A—H*, die Schuppen der verschiedensten Stellen von Rumpf und Schwanz darstellen. Aus ihrer Betrachtung ergibt sich folgendes: Die Schuppen unmittelbar hinter dem Kopf sind breiter als lang; nach der Mitte des Rumpfes zu gleicht sich dieses Verhältnis allmählich aus; von der zweiten Hälfte des Schwanzes an beginnt der Querdurchmesser der Schuppen wieder an Größe zuzunehmen, während die Gesamtgröße der Schuppen im Schwanzteil nach der Spitze zu ständig abnimmt. Dieses Verhalten ist besonders deutlich an den Schuppen der Rückenseite (Textfig. *A—D*) und äußert sich auch in der Zahl der Knochenplättchen: unmittelbar hinter dem Kopf beträgt die der proximalen und distalen Täfelchen 5—7 bzw. 6—9 (Textfig. *A*), weiter nach hinten (Textfig. *B*) nur noch 4 bzw. 5—6, noch mehr caudalwärts 3—4 bzw. 4—5, in der zweiten Hälfte des Schwanzes 2—4 (sehr breit) bzw. 5—7. Die Teilung der primären Eckplatte ist am weitesten in der Rumpfmittle durchgeführt; in den breiten Schuppen der Rückenseite, unmittelbar hinter dem Kopf (Textfig. *B*, linke Seite) und in den entsprechenden auf der Bauchseite (Textfig. *E*) ist meist nur ein Teilspalt in der ursprünglichen Eckplatte vorhanden. Das gleiche gilt für die Schuppen in der zweiten Hälfte des Schwanzes; hier kann sogar die Teilung der primären Eckplatte gänzlich unterbleiben (Textfig. *D*). Die Schuppen der Bauchseite sind schmaler als die der Rückenseite: hier finden sich meist nur 2—3 proximale und 3—4 distale Plättchen. —

Etwa 1,5 cm von der Schnauzenspitze gemessen, macht sich auf der Bauchseite jederseits am Rande eine ganz leichte Hervorwölbung bemerklich, die ihrer Lage gemäß nicht anders als die Stelle gedeutet werden kann, an der die vorderen Fußstummel der Embryonen sich befinden und bei den Vorfahren auch beim Erwachsenen die Vorderextremitäten aus dem Körper hervortraten. Bei einer genaueren Prüfung dieser Stelle fällt eine leichte Störung der longitudinalen Schuppenreihen

auf, die durch eine Gruppe kleiner, zum Teil sehr kleiner, unregelmäßig angeordneter Schüppchen bedingt ist. Zahl und Stellung dieser Schüppchen schwankt nach den Individuen und braucht nicht einmal bei einem Exemplar beiderseits gleich zu sein. Textfig. *J* gibt das Schuppenkleid über einem solchen Extremitätenhöcker wieder. Die Knochenplättchen der abnormen Schüppchen sind unregelmäßig geformt, teilweise an den Rändern stark korrodiert; es können Centraltäfelchen auftreten. Insgesamt machen die Verknöcherungen den Eindruck der Verkümmernng. — Entsprechende Verhältnisse bezüglich der hinteren Extremitäten konnte ich nicht ausfindig machen. —

Besondere Erwähnung verdienen von den Schuppen der Bauchseite diejenigen, welche den Cloakenspalt erfassen. In der Mitte seines cranialen Randes liegen die beiden großen Anal- oder Cloakenschuppen (Textfig. *G*, *H*), ausgezeichnet neben der großen Zahl proximaler und distaler Längsplättchen vor allem durch die polygonalen Centralplättchen (*zp.*), die in einfacher oder teilweise mehrfacher Reihe zwischen den Längstäfelchen eingeschaltet und augenscheinlich durch Abgliederung von ihnen entstanden sind. Die Cloakenschuppen zeigen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den von OTTO (1908, S. 210) für *Scincus* geschilderten. Jederseits von diesen beiden großen Schuppen folgt je eine kleinere Schuppe, breiter als lang, mit ein bis zwei Centralplättchen. Die kleinen Schüppchen, welche den Cloakenspalt noch weiter seitlich und caudal einsäumen, weisen unregelmäßig geformte Knochenplättchen auf, die nach der Spalte hin allmählich verschwinden.

Textfig. *J*.

Das Schuppenkleid über dem Vorderextremitätenhöcker. Vergr. 30fach.

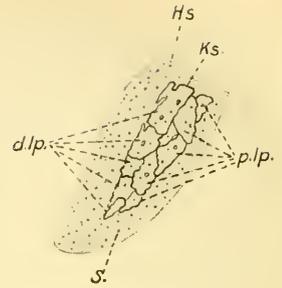
Analporen fehlen der *Voeltzkowia* wie den übrigen Anelytropiden.

Selten beobachtete ich monströs ausgebildete Schuppen, bei denen die Mosaikplättchen großenteils untereinander verschmolzen waren.

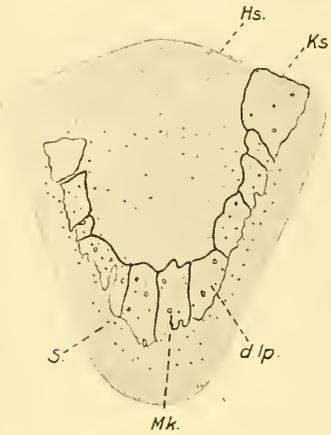
Das Schuppenkleid am Kopf zeigt gegenüber den Rumpfschuppen Änderungen in der Form der Schuppen und dem Verhalten ihrer Knochentäfelchen. Da die Form der Kopfschuppen von BÖTTGER (1893, S. 117) genau beschrieben worden ist, so verweise ich auf seine Darstellung und meine Textfig. *Y* (S. 676), die das Wesentliche von der Beschuppung der Oberseite des Kopfes erkennen läßt.



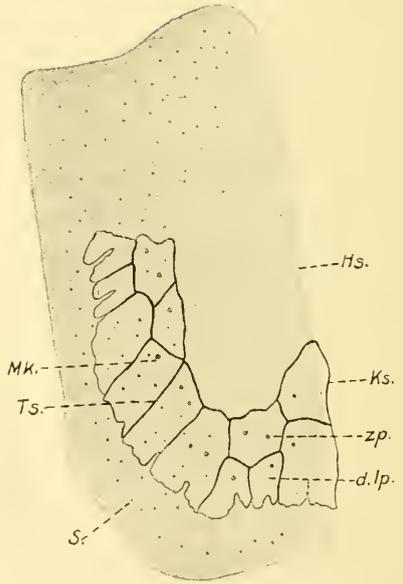
Textfig. K.



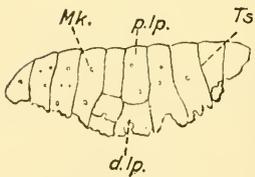
Textfig. L.



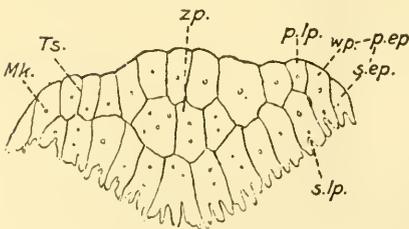
Textfig. M.



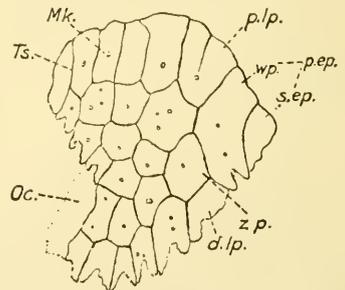
Textfig. N.



Textfig. O.



Textfig. Q.



Textfig. P.

Textfigur K—Q. Kopfschuppen (zum Teil ist nur die knöcherne Schuppe wiedergegeben). K, Mentale; L, erstes linkes Supralabiale; M, Interparietale; N, linkes Parietale; O, linkes Supranasale; P, linkes Supraoculare (der von einer punktierten Linie begrenzte Bezirk Oc gibt die knochenfreie Stelle über dem Auge an); Q, Postmentale. — Die Bezeichnungen sind die gleichen wie in Textfig. A—H. — Vergr. 30 facht. In betref der Lage der Schuppen vgl. Textfig. Y.

Während die Haut am Rumpf — ausgenommen die Gegend des Schultergürtels und Beckens, wo die Muskulatur an gewissen Stellen fester an ihr anhaftet, im Zusammenhang mit früher vorhandenen, äußerlich wahrnehmbaren Extremitäten — sich leicht und zusammenhängend von ihrer Unterlage trennen läßt, gelingt das am Kopf nur schwer; selbst das Ablösen einzelner Schuppen mit ihren Knochengebilden läßt sich nur selten heil bewerkstelligen. An solchen Schuppen sieht man, daß die Knochenplättchen gegenüber denjenigen der Rumpfschuppen nur sehr wenig (Textfig. *M*) oder gar nicht (Textfig. *K*) an der Schuppenwurzel frei vorstehen; dies hängt mit dem geringen Grad der Deckung der Kopfschuppen zusammen.

Nur einige der Kopfschuppen sind vollständig frei von Verknöcherungen, nämlich die kleine Postnasalschuppe (*Pn.*, Textfig. *Y*) und die über dem Auge gelegene Ocularschuppe (*Oc.*, Textfig. *Y* und Textfig. *O*); andre sind nur teilweise verknöchert, wie die Mentalschuppe und die auf der höchsten Wölbung der Oberseite des Kopfes gelegenen Schuppen. Nur schwer lassen sich in manchen Fällen in den Verknöcherungen der Kopfschuppen die für die Rumpfschuppen geschilderten Täfelchen wiedererkennen.

Bei der Mentalschuppe (Textfig. *K*) ist nur eine einzige, dem Hinterrand der Schuppe parallel verlaufende Reihe länglicher Knochenplättchen vorhanden, der Lage nach vergleichbar den distalen Längsplättchen der Rumpfschuppen. Die Knochentäfelchen sind ausgezeichnet durch die zackigen, wie korrodiert aussehenden Ränder und die Menge der großen Markkanäle. In der Rostralschuppe findet sich eine große Menge polygonaler, centralplättchenartiger Täfelchen, die den vorderen und — hinter den Postnasalia zurücktretend — auch die seitlichen Ränder dieser Schuppe frei lassen. Auch ihre Umrisse sind zackig. Die an den Hinterrand der Rostralschuppe angrenzenden Täfelchen sind in eine Reihe angeordnet etwas länglicher als die übrigen und als distale Längsplättchen anzusprechen. Die Supra- und Sublabialia (Textfig. *L*, erste Supralabialschuppe der linken Seite) lassen meist eine proximale (*p.lp.*) und eine distale (*d.lp.*) Reihe von Knochenplättchen unterscheiden; die distale Reihe erreicht den äußeren Lippenrand nicht, so daß gemäß dem beschriebenen Verhalten von Rostral-, Mental- und Labialschuppen die Lippen knochenfrei sind. Interparietal-, Frontal- und Parietalschuppen sind nur unvollkommen verknöchert, wie schon angedeutet wurde. Bei der Interparietalschuppe (Textfig. *M*) umzieht eine Reihe von Knochentäfelchen den seitlichen und hinteren Rand der Schuppe, d. h. ihren freien Rand; vor allem die an

der Spitze gelegenen zeigen den Charakter von distalen Längsplättchen (*d.l.p.*). Untersucht man diese Schuppe an Schnitten (*Sq. ip.*, Textfig. *T*), so erkennt man, daß dort, wo die Verknöcherungen (*Kn.*) der Haut fehlen, der Schädelknochen (*P.*) sehr nahe, gleichsam vicarierend, an die Haut herantritt. Ebenso verhält es sich mit der Frontalschuppe (*Sq. f.*, Textfig. *T*); auch hier besteht nur eine Reihe von Plättchen, die dem freien Rand der Schuppe entlang verläuft. Auf manchen Schnitten läßt sich beobachten, wie diese Knochenplättchen der Haut mit dem Schädelknochen in innigere Verbindung treten: ihre basalen Enden sind genau Vertiefungen des Knochens eingepaßt. Indessen kommt es bei *Voeltzkowia* nicht durch Verwachsen der Knochenplättchen mit den Schädelknochen zur Bildung der Kalkkruste am Kopfe, die für manche Echsen charakteristisch ist und die auch OTTO (1908) mehrfach feststellen konnte, so bei *Zonurus*, *Pseudopus*, *Seps*, *Lygosoma*, *Acontias*, *Mabwia* (vgl. hierzu auch LEYDIG, 1872, S. 8 und 47—50). — Am engsten schließen sich hinsichtlich des Verhaltens der Knochentäfelchen an die Interparietal- und Frontalschuppe die großen links und rechts von der ersten gelegenen Parietalschuppen an (Textfig. *N*). Die Verknöcherungen halten sich dem freien Rand der Schuppe parallel, treten aber stellenweise in zweifacher Reihe auf. Die äußere von diesen entspricht nach ihrer Lage, Form und dem Vorhandensein tief einschneidender Spalten den distalen Längsplättchen; bei der inneren dürfte es sich um den Centralplättchen gleichwertige Gebilde handeln. Der Rest der Schuppen auf der Oberseite des Kopfes ist vollkommen verknöchert, zeigt aber im einzelnen mannigfache Abweichungen; es sei hier nur noch auf die Supranasal- und Supraocularschuppe hingewiesen. Die erste ist sehr einfach gebaut, besteht aus einer Reihe schlanker Plättchen, von denen nur die mittleren eine Gliederung in proximale und distale Abschnitte aufweisen (Textfig. *O*). Die letzte ist reich gegliedert und besitzt typisch ausgebildete proximale und distale Längsplättchen, die eine größere Anzahl polygonaler Centralplättchen umschließen (Textfig. *P*). An ihrer Innenseite ist deutlich eine in sekundäre Eckplatte und Winkelplatte zerlegte, primäre Eckplatte kenntlich.

Von den an den Seiten des Kopfes gelegenen Schuppen verdienen die der Ohrgegend eine besondere Erwähnung. Die Ohröffnung ist durch Schuppen vollständig verdeckt, wie besonders gut am Schnitt (Textfig. *R*) zu sehen ist: nur ein feiner, zwischen den Schuppen gelegener Spalt (*O.*) führt in den sich bald ausweitenden äußeren Gehörgang (*M.a.e.*). An einem Totalpräparat der Haut von der betreffenden Stelle läßt sich feststellen, daß sich vier Schuppen an der Umrandung

der Ohröffnung beteiligen. In die Ohröffnung springen einige kleine, knochenfreie, schuppenartige Papillen vor, deren eine (*S.*, Textfig. *R*) im Schnittbild zu sehen ist. Im übrigen besitzen die Schuppen dieser Region keine besonderen Eigentümlichkeiten, verhalten sich vielmehr ganz wie Rumpfschuppen. Äußerlich ist die Ohröffnung durch eine kleine Einsenkung der Haut angedeutet (BÖTTGER, 1893, S. 117).

Die Mentalschuppe und die Sublabialia sind schon vorhin besprochen worden; es bleiben daher von der Unterseite des Kopfes



Textfig. *R*.

Querschnitt durch die Haut in der Gegend der Ohröffnung in der Frontalebene. *O.*, der zwischen den Schuppen gelegene, in den äußeren Gehörgang (*M.a.e.*) führende Spalt; *S.*, schuppenartige knochenfreie Papille. Vergr. 100 fach.

nur noch die in dem Winkel zwischen diesen gelegenen Schuppen zu schildern übrig. Auf das Mentale folgt nach hinten ein fünfseitiges Postmentale, dessen Verknöcherungen in Textfig. *Q* wiedergegeben sind. Sie bestehen aus den beiden Reihen der proximalen und distalen Längsplättchen, zwischen denen drei Centralplatten eingeschaltet sind. Die Eckplatte ist durch eine Teilspalte in eine sekundäre und eine Winkelplatte zerlegt. Ähnlich gebaut, nur viel kleiner ist die in der Mittellinie hinter dem Postmentale stehende Schuppe; sie besitzt nur fünf proximale und sechs distale Längsplättchen und zwei Centralplättchen; dementsprechend ist sie weniger breit als die Postmentalschuppe und leitet zu der Form der Rumpfschuppen über. Von den vier Infralabialschuppen sind die zweite und dritte am größten; sie sind auffallend breit, und die beiden erwähnten besitzen ein bzw. drei Centralplättchen. Bei den weiter nach hinten folgenden Schuppen finden sich keine Centralplättchen mehr.

Wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, schließt sich *Voeltzkowia*

auch in der Art ihrer Beschuppung den Scincoiden an, wie ja BOULENGER die Anelytropiden »a degraded type of the Scincidae« nennt.

### 3. Stellung und Deckung der Schuppen.

Die Rumpfschuppen<sup>1</sup> von *Voeltzkowia* stehen einerseits in parallelen Reihen, die in der Längsrichtung des Körpers verlaufen, und sind anderseits in Schrägzeilen angeordnet, die sowohl von rechts nach links als umgekehrt verlaufend gedacht werden können.

Die Zahl der Longitudinalreihen (Tafel XXII, Fig. 1, z. B. die Reihe der Schuppen 7—1—4 usw.) beträgt überall am Rumpf 18. Im Schwanzabschnitt tritt mit der Abnahme seines Querdurchmessers eine Verminderung der Zahl der Längsreihen ein. Diese vollzieht sich derart, daß an gewissen Punkten zwei Schuppenreihen nur durch eine einzige, anfangs aus breiteren Schuppen bestehende Reihe fortgeführt werden. Ausgenommen hiervon sind die in der dorsalen Mediane befindlichen Schuppenreihen des Schwanzes, die diejenigen des Rumpfes unverändert bis zur Schwanzspitze fortsetzen. Eine sprungweise Verminderung der Längsreihen des Bauches tritt hinter der Cloakenspalte ein; statt 18 Reihen kann man hinter der Cloakenspalte nur noch 13 zählen. So kommt es, daß gegen das Ende des Schwanzes hin sechs und weniger Längsreihen vorhanden sind.

Die Schrägzeilen (Taf. XXII, Fig. 1, z. B. die Reihe der Schuppen 5—1—2 usw. oder 3—1—6 usw.) schneiden sich unter einem Winkel von ungefähr  $125^{\circ}$  (bzw.  $55^{\circ}$ ). Dieser Winkel bleibt der gleiche, solange der Querdurchmesser des Körpers sich nicht ändert. Entsprechend der Verjüngung des Schwanzes nimmt er in dieser Region etwas ab. Verfolgt man eine Schrägzeile um den Körper herum, so kehrt man nicht zum Ausgangspunkt zurück — wie sich schon aus der Betrachtung der Fig. 1, Taf. XXII ergibt —, sondern beschreibt eine fortlaufende Spirale. Sie scheint, wenn man die Beobachtung am ganzen Tier mit unbewaffnetem Auge macht, durchaus regelmäßig zu sein. Untersucht man aber ein losgelöstes Hautstück, am besten einen mäßig breiten Streifen, den man spiralg vom Körper abgewickelt hat (s. S. 621), dann stellt sich heraus, daß die Schrägzeilen in der Mittellinie des Bauches eine leichte Störung erfahren. Berücksichtigt man dies, so läßt sich auch eine Anordnung der Schuppen in geschlossenen, schräg den Körper umgreifenden Querbändern konstruieren, die in der dorsalen und ventralen Mittellinie eine Knickung erfahren.

<sup>1</sup> Die Kopfschuppen kommen für den ersten Teil dieses Abschnittes nicht in Betracht.

[Wäre z. B. die Längsreihe 7—1—4 usw. (Taf. XXII, Fig. 1) die mediane Schuppenreihe der Bauchseite, dann könnten etwa von der Schuppe 4 die Reihen 4—5 usw. und 4—3 usw. ausgehen, die sich in der entgegengesetzten Mediane weiter nach vorn schneiden und insgesamt ein geknicktes Querband darstellen würden.]

Die Annahme einer derartigen, allerdings wenig in die Augen springenden und vielleicht gesucht erscheinenden Gruppierung der Schuppen würde der metameren Segmentierung besser angepaßt sein: stellt doch HASE (1907, S. 47) für Teleostier eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Schuppen und Myocommata fest, und eine ähnliche besteht auch nach OTTO (1908, S. 213) bei manchen Echsen.

Gemäß der Anordnung der Schuppen in Längs- und Schrägzeilen erscheint jede derselben von sechs andern umgeben, so die Schuppe 1 in Fig. 1, Taf. XXII von den Schuppen 2 bis 7, die man als vordere und hintere Nachbarschuppen (7; 4) und als seitliche Nachbarschuppen (6; 5 und 2; 3) bezeichnen kann; bei den letztgenannten lassen sich weiterhin craniale (6 und 2) und caudale (5 und 3) unterscheiden. Die entsprechenden cranialen und caudalen Nachbarschuppen beider Seiten stehen in gleicher Höhe in bezug auf den Querschnitt des Rumpfes, so die Schuppen 6 und 2 und die Schuppen 5 und 3. Daß gerade sechs Schuppen um jede einzelne herumliegen, erklärt sich aus der sechseckig rundlichen Form der Schuppen selbst, die ihrerseits wieder als die einfachste erscheint, die halbkugelige, gleichartig ausgebildete und verteilte Höckerpapillen der Embryonalzeit durch gegenseitige Wachstumsbeeinflussung entstehen lassen.

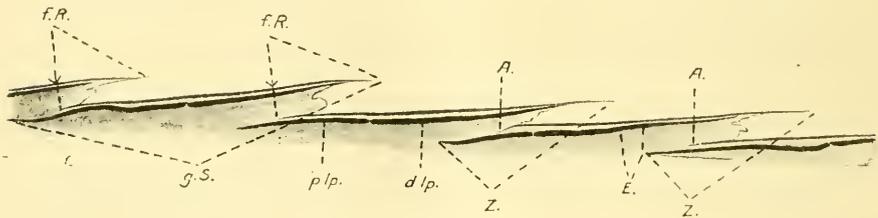
Da die Haut der *Voeltzkowia* infolge ihrer geringen Dicke und Pigmentarmut für die Untersuchung der Deckungsverhältnisse der dachziegelig geschichteten »Schindelschuppen« sich günstig erwies, so gehe ich im folgenden auf diese Verhältnisse genauer ein.

Allgemein läßt sich die Art der Schuppendeckung folgendermaßen aussprechen: Jede Schuppe wird gedeckt von den cranialwärts voraufgehenden und sie deckt ihrerseits die caudalwärts folgenden Schuppen. So wird die Schuppe 1 Taf. XXII, Fig. 1 gedeckt von der Schuppe 7, die ihr in der Längsreihe 1—7 usw. nach dem Kopf zu vorausgeht, und von den Schuppen 6 und 2, die in den Schrägzeilen 1—2 usw., 1—6 usw. kopfwärts zunächst liegen; anderseits deckt 1 die Schuppe 4, die in der Längsreihe, und die Schuppen 5 und 3, die in den Schrägzeilen 1—5 usw. und 1—3 usw. nach hinten folgen. Einfach läßt sich das Verhalten der Schuppen bei der Deckung mittels der vorhin erörterten Bezeichnungen wiedergeben: Jede Schuppe

wird gedeckt von der vorderen Nachbarschuppe und den beiden cranialen Seitenschuppen; sie selbst überdeckt die hintere Nachbarschuppe und die beiden caudalen Seitenschuppen.

Der Grad der Deckung, das soll heißen der Bruchteil der Gesamtoberfläche der Schuppe, welcher überdeckt erscheint, hängt vor allem ab von der Größe der freien Randes der Schuppen. Unter dem freien Rand der Schuppe (*f.R.*, Textfig. *S*) versteht man den auf seiner Unterseite nicht angewachsenen Teil der Schuppe.

FICALBI (1888, S. 222—223) möchte die Bezeichnung »Schuppe« entgegen der gebräuchlichen Nomenklatur nur für den freien Rand derselben angewendet wissen; der festgewachsene, bei dachziegelig



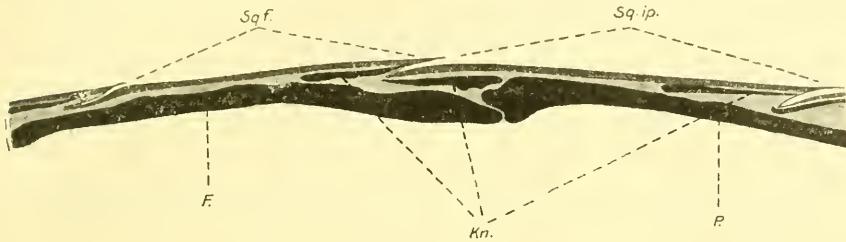
Textfig. *S*.

Querschnitt der Haut vom Rumpf durch die Mitte einer longitudinalen Schuppenreihe. *g.S.*, ganze Schuppe (Horn + Knochenschuppe); *f.R.*, freier Rand der Schuppe; *A.*, der Punkt, an welchem die Epidermis von der Unterseite der deckenden Schuppe sich auf die Oberseite der gedeckten umschlägt (= Anwachslinien); *p.l.p.*, proximale Längsplättchen, *d.l.p.*, distale Längsplättchen; *E.*, Stelle mit einfacher, *Z.*, mit doppelter Schuppenlage. — Vergr. 44 fach.

geordneten Schuppen mehr oder minder bedeckte Teil, der Körper, sei nicht Schuppe, sondern gewöhnliches Integument (»tegumento ordinario«). Dem kann ich nicht beistimmen; denn entwicklungs-geschichtlich geht das ganze Integument in die Bildung der Schindelschuppen auf; die Rundhöckerpapillen, aus denen durch Abflachung die Schindelschuppen hervorgehen, stehen dicht beieinander, und der später bedeckte Teil ist ebensogut ein Stück einer Schuppenanlage wie der freie Rand. Dieser Auffassung vermag die Tatsache keinen Abbruch zu tun, daß bedeckter (festgewachsener) und unbedeckter Abschnitt der Schuppe sich histologisch unterscheiden können; diese Differenzierung tritt eben als Folge der veränderten topographischen Verhältnisse auf. Das Epithel der Rundhöckerpapille ist histologisch überall gleichartig ausgebildet; bei der Abflachung und Umlegung der Papillen nach hinten tritt eine histologische Differenzierung von Ober- und Unterseite der Schuppe und weiterhin von bedecktem und unbedecktem Teil der Oberseite ein. Eher schon lassen sich die

»spazii o intervalli intersquamosi«, die den Furchen zwischen zwei Rundhöckerpapillen entsprechen, als gewöhnliches, nicht in die Bildung von Schuppen aufgegangenes Integument betrachten. —

Der freie Rand der Schuppen ist im mittleren und unteren Drittel der Fig. 1, Taf. XXII dunkel angelegt und durch rote Linien, welche ich kurz Anwachslinien nennen will, proximal gegen den übrigen Teil der Schuppe begrenzt. Wie schon erwähnt, treten diese Verhältnisse besonders gut an Tuschepräparaten hervor (s. S. 608). In Textfig. *S* ist der freie Rand der Schuppe mit *f.R.* angezeichnet; man sieht an diesem, durch die Mitte einer Longitudinalreihe geführten Schnitt,



Textfig. *T*.

Sagittalschnitt durch Schädeldecke und Haut der Oberseite des Kopfes (ungefähr median). *Sq.f.*, Frontalschuppe; *Sq.ip.*, Interparietalschuppe; *Kn.*, Cutisverknöcherungen; *F.*, Os frontale; *P.*, Os parietale. — Vergr. 44 fach.

daß der freie Rand ungefähr  $\frac{1}{4}$  des cranio-caudalen Durchmessers der ganzen Schuppe (*g.S.* = Horn- + Knochenschuppe), entsprechend mehr von der Hornschuppe allein ausmacht. Die Lage der Anwachslinien ist mit *A.* bezeichnet; man kann sie auch als die Stellen definieren, an denen die Epidermis von der Unterseite der deckenden Schuppe auf die Oberseite der gedeckten Schuppe übergeht. Bei den Kopfschuppen ist der Grad der Deckung ein viel geringerer, wie aus Textfig. *T* hervorgeht, der freie Rand der Kopfschuppen entsprechend schmaler.

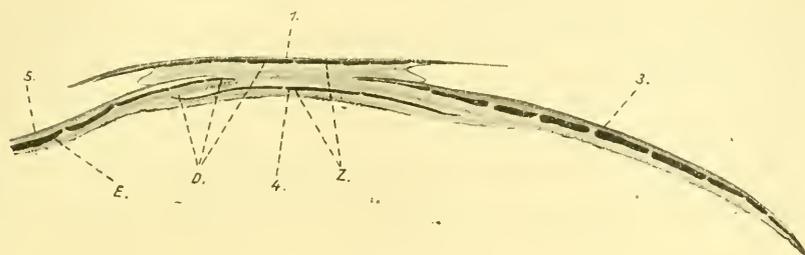
In ihrer Gesamtheit bilden die Anwachslinien der einzelnen Schuppen ein Netz von Konturen (rot in Fig. 1, Taf. XXII), das im wesentlichen dem freien Hinterrand der Schuppen parallel verläuft und in den Präparaten viel augenfälliger ist als der sehr feine, in der Zeichnung der Übersichtlichkeit wegen als dicker, schwarzer Kontur wiedergegebene distale Rand der Schuppen. So gehört zur Schuppe *A* Fig. 1, Taf. XXII die Anwachslinie *acdb*; in *c* zweigt die Anwachslinie der Schuppe *C*, in *d* diejenige der Schuppe *B* ab. Man ersieht aus der Zeichnung leicht, in welcher Weise das Netz der Anwachslinien zustande kommt.

Im unteren Drittel der Fig. 1, Taf. XXII ist außer der Anwachs-  
linien der ganze Umriß der Schuppen eingetragen, und zwar, so weit  
er dem unbedeckten Teil der Schuppe angehört, als dicker schwarzer  
Kontur, im übrigen als dünne schwarze Linien. Hier kann man er-  
kennen, in wie hohem Maße eine Panzerung der Haut durch die Bildung  
der Schindelschuppen erreicht wird: in den punktierten, mit *I—VI*  
bezeichneten Bezirken der Schuppe *G* liegen Schuppen dreifach über-  
einander, so in *I* die Schuppen *E*, *G*, *F*, in *II* die Schuppen *G*, *F*, *H*;  
in den mit Kreuzchen erfüllten größeren Abschnitten *VII* und *VIII*  
und den kleineren, spaltförmigen zwischen *I* und *II*, *III* und *IV*,  
*IV* und *V*, *VI* und *I* sind die Schuppen zweifach übereinander  
geschichtet, z. B. in *VIII* die Schuppen *G* und *H*, in dem engen Ab-  
schnitt zwischen *I* und *II* die Schuppen *F* und *G*. Nur in dem schmalen,  
seitlich etwas erweiterten, wagerechten Streifen in der Mitte der Schuppe,  
welcher in der Figur gestrichelt ist, wird die Oberfläche des Körpers  
von einer einzigen Schuppe gedeckt. Annähernd machen die Stellen  
dreifacher Deckung  $\frac{1}{2}$ , die zweifacher über  $\frac{1}{3}$  der ganzen Schuppen-  
fläche aus, während auf die mit einfacher Panzerung nur ein ganz kleiner  
Bruchteil entfällt.

Suchen wir nunmehr auf Schnitten das geschilderte Bild von den  
Schichtungsverhältnissen der Schuppen wiederzufinden. Textfig. *S* stellt  
einen mittleren Längsschnitt durch eine longitudinale Schuppenreihe  
dar; hier sind natürlich nur Stellen mit einfacher (*E.*) und zweifacher (*Z.*)  
Schichtung zu beobachten, die miteinander abwechseln, wie auch ein  
Vergleich mit Fig. 1, Taf. XXII erkennen läßt, wo in der mittleren  
Linie der Schuppe *C* auf den doppelt gedeckten Bezirk *VII* der ge-  
strichelte einfache, dann wieder der doppelt gedeckte *VIII* folgen  
würde. In den seitlichen Teilen der Schuppen dagegen tritt, wie sich  
besonders gut an Schnitten senkrecht zu den Schuppenlängsreihen,  
also in transversaler Richtung des Körpers (Textfig. *U*), erkennen läßt,  
dreifache Deckung auf. Die vier in Textfig. *U* abgebildeten Schuppen  
verhalten sich ihrer Lage nach wie die mit gleichen Zahlen versehenen  
Schuppen 1, 5, 3, 4 der Fig. 1, Taf. XXII. Doppelte Schichtung der  
Schuppen liegt an der mit *Z.*, dreifache an der mit *D.* bezeichneten Stelle  
vor; einfach ist die Schuppenlage im Bereich von *E.* Gleichzeitig erkennt  
man an Textfig. *U*, daß die Dicke der Schuppen (s. auch S. 622) in  
umgekehrtem Verhältnis zur Zahl der übereinander geschichteten  
Schuppen steht. Dort, wo nur eine Schuppe den Körper deckt, ist  
diese am dicksten, wo zwei Schuppen übereinander liegen, ist ihre Dicke  
schon geringer, am dünnsten aber sind die Schuppen da, wo sie sich

dreifach decken; demnach ist die Dicke der Panzerung trotz der Schuppenbildung überall eine ziemlich gleichmäßige.

So ergibt sich aus der Analyse der Schuppendeckung, daß durch die Bildung von Schindelschuppen eine bedeutende, überall gleichmäßige Verstärkung des Integuments erzielt wird, wie sie vielleicht durch einfache Verdickung desselben ohne Herabsetzung seiner Biegsamkeit nicht zu erreichen wäre.



Textfig. U.

Querschnitt durch die Haut vom Rumpf in transversaler Richtung. *E.*, Stelle mit einfacher *Z.*, mit doppelter, *D.*, mit dreifacher Schuppendeckung. Die gegenseitige Lage der Schuppen 1, 3, 5, 4 entspricht in der Ansicht der Haut von der Fläche den mit gleichen Ziffern benannten Schuppen der Fig. 1 Taf. XXII. Vergr. 44fach.

Wir haben bis jetzt die Anordnung und Deckung der Schuppen als Ganzes betrachtet; es erübrigt noch, die Knochenschuppen insbesondere zu untersuchen. Infolge der Stellung der Schuppen in Longitudinalreihen und Schrägzeilen erscheinen die Knochenplättchen zu einem äußerst zierlichen Muster vereinigt, s. Taf. XXII, Fig. 2; in dieser Abbildung sind zur Orientierung über die Lagebeziehungen die Anwachslinien (rot) und der Umriss einer Schuppe schwarz eingetragen. Auch in Fig. 1, Taf. XXII sind in einer Schuppe die Mosaiktäfelchen eingezeichnet.

In Fig. 2, Taf. XXII sind nicht alle überhaupt vorhandenen Konturen der Knochenplättchen eingetragen — das ist fast unmöglich — sondern es ist das Bild wiedergegeben worden, wie es bei einer schwächeren Vergrößerung erscheint. Da machen sich zunächst schmale, in der Längsrichtung des Körpers verlaufende, anscheinend ohne Unterbrechung sich fortsetzende, nur von kleinen Spalten eingeschnittene Reihen bemerkbar. Ihr Eindruck wird hervorgerufen durch das Übereinanderlagern der seitlichen Teile, vornehmlich der Winkel- und Eckplatten benachbarter longitudinaler Schuppenreihen. Diese schließen breite Reihen ein, welche durch querverlaufende Zickzacklinien in gleichmäßig hintereinander liegende, länglich-viereckige, in der Mitte

erweiterte Felder zerlegt werden. Die breiteren Reihen entsprechen dem mittleren Teil der Schuppen, und die Zickzacklinien insbesondere den Stellen, an denen proximale und distale Längsplättchen zusammenstoßen.

Man kann sich einen Begriff von dem verwickelten Bild machen, das ein Flächenpräparat der Haut der *Voeltzkowia* bietet, wenn man sich die Figuren 1 und 2, Taf. XXII kombiniert und die im folgenden Abschnitt zu besprechenden Geflechte von Gefäßen und Nerven in der Subcutis noch hinzugefügt denkt. Besonders schwierig wird das Bild dadurch zu verstehen, daß die Form der verschiedenen Konturensysteme eine sehr ähnliche ist, daß sie ferner bei der geringen Dicke der Haut unter schwächeren Vergrößerungen in einer Ebene erscheinen und so manchmal nur mühsam auseinanderzuhalten sind; hier führt nur der Vergleich verschieden hergestellter Präparate zu sicherer Erkenntnis der vorliegenden Verhältnisse.

#### 4. Einfluß der Beschuppung auf die tieferen Hautschichten.

Wenn auch nur die Epidermis und die oberflächlichen Cutis-schichten am Aufbau der Schuppen beteiligt sind, so bleibt deren Existenz doch nicht ohne Einfluß auf die tiefer gelegenen Lagen der Haut; in mehr als einer Beziehung spiegelt sich in diesen das Relief der Oberfläche wieder.

Entfernt man von einem abgelösten Hautstück der *Voeltzkowia* die Schuppen, indem man sie vorsichtig mit einer Pinzette auszupft — das gelingt nach einigen Versuchen, wenn man das Hautstück durch Befeuchten mit Wasser vor dem Austrocknen bei dieser Manipulation schützt, ziemlich leicht — so hinterbleibt ein dünnes, durchsichtiges, aber doch noch widerstandsfähiges, bindegewebiges Häutchen. Es ist im wesentlichen das straffe Corium (s. S. 695) mitsamt der subkutanen Schicht (s. S. 701). Das straffe Corium besteht aus mehreren, dicht übereinander geschichteten Lagen von Bindegewebsfasern. Die Fasern sind in jeder Schicht parallel zueinander; dagegen wechselt die Verlaufsrichtung von Schicht zu Schicht so, daß sich die Fasern benachbarter Schichten unter einem Winkel schneiden. Dieser Winkel ist gleich dem Kreuzungswinkel der Schrägzeilen der Schuppen. Zweifellos ist das nicht Zufall, sondern eine mechanische Anpassung des straffen Coriums an die Schuppenanordnung. Aus diesem Verlauf der Fasern erklärt sich, warum die Haut am leichtesten parallel zu den schrägen Schuppenreihen einreißt, dem Zerreißen in der Longitudinal- oder Querrichtung des Tieres aber einen größeren

Widerstand entgegensetzt: im ersten Falle brauchen nur die in einer Richtung verlaufenden Fasern zerrissen zu werden, während in den dazu gekreuzt verlaufenden Fasern eine Trennung zwischen parallel verlaufenden Bündeln eintritt; im zweiten Falle dagegen müssen alle Fasern zerrissen werden. Besonders deutlich tritt der Verlauf der Bindegewebsfasern an einem in angegebener Weise vorbereiteten Häutchen bei Färbung mit Säurefuchsin zutage.

An solchen Präparaten erkennt man ferner, daß die Schuppenwurzeln im straffen Corium Abdrücke hinterlassen haben (vgl. S. 697), die insgesamt ein Netz von ungleichseitigen, aber symmetrischen Sechsecken bilden, das in Fig. 6, Taf. XXII, leicht schematisiert, in blauer Farbe wiedergegeben ist. Auch an entsprechenden Thioninpräparaten ist es, allerdings weniger gut, sichtbar (A. Fig. 3, Taf. XXII). Ich nenne dieses System im folgenden die Abdrucklinien der Schuppen. Eine genauere Untersuchung lehrt, daß diese Linien durch eine senkrecht zur Ebene der Haut bestehende Knickung der Fasern des straffen Coriums, verursacht durch das Eindringen der Schuppenwurzeln, zustande kommen. Die Abdrucklinien folgen gemäß ihrer Entstehung dem Rand der Schuppenwurzel (Taf. XXII, Fig. 1, punktierte blaue Linie im unteren Drittel der Abbildung), wiederholen aber auch, wie aus der angegebenen Figur hervorgeht, im wesentlichen die Form des Hinterrandes der Schuppen. Übersichtlich läßt Fig. 6, Taf. XXII die Lageverhältnisse von Anwachslinien (rot) und Abdrucklinien (blau) erkennen. FICALBI (1888, S. 222) nennt die Abdrucklinien bei Schlangen — auch hier prägt sich die Schuppenwurzel trotz des Fehlens von Verknöcherungen derart aus — »*rilievo interno della radice della squama . . . eminenze, quale appare nella pelle vista per la sua faccia interna*«.

Noch ein drittes System ist in Fig. 6, Taf. XXII gelb eingezeichnet, ein Geflecht von Nerven und Blutgefäßen, das unter dem straffen Corium im subkutanen Bindegewebe liegt. Seine charakteristische Form ist ebenfalls durch die Schuppen bedingt, und zwar vor allem durch die Verknöcherungen, indem ein Aufsteigen von Blutgefäßen und Nerven zur Oberfläche der Haut nur durch die in ihnen befindlichen, regelmäßig verteilten Markkanäle möglich ist. Am besten läßt es sich beobachten, wenn man die Unterseite eines von den Schuppen befreiten, mit Thionin gefärbten Hautstückes betrachtet (Taf. XXII, Fig. 3): die einzelnen Maschen des Netzes sind ungleichseitige, aber symmetrische Sechsecke; sie ähneln in ihrer Form denen der Abdrucklinien insofern, als die kurzen Seiten die cranialen und caudalen der

Sechsecke sind, aber sie unterscheiden sich von ihnen durch die bogige Krümmung der Seiten.

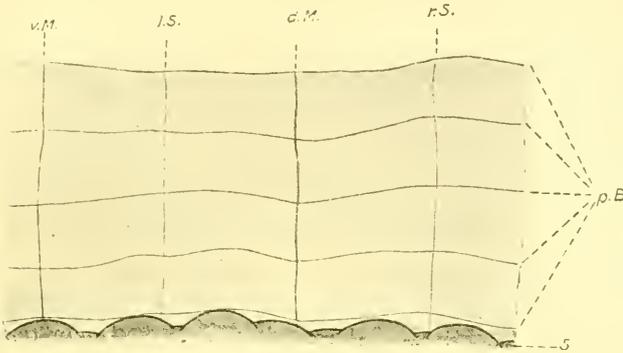
Die Blutgefäße (*B.*, Fig. 3, Taf. XXII) lassen sich mit schwächeren Vergrößerungen nur so weit unmittelbar verfolgen, als sie mit Blutkörperchen erfüllt sind; aber ihre Lage wird durch die begleitenden Mastzellen (*Mz.*) auch da verraten, wo sie kollabierten: scheinbar liegen die Mastzellen manchmal mitten in einem Nervenstrang; indessen läßt eine hinreichende Vergrößerung auch hier die zusammengefallene, leere Wand des Blutgefäßes erkennen. Hin und wieder begegnet man einem stärkeren Gefäßstämmchen, das aus den tieferen Schichten des Körpers aufsteigt und in das Gefäßnetz eintritt; es ragt, beim Ablösen der Haut aus der Muskulatur herausgerissen, nun als kurzer Stumpf über die Unterfläche der Haut hervor. Ein entsprechendes, von der Form der Schuppen abhängiges, subkutanen Gefäßnetz hat FICALBI (1888, S. 313 bis 316) bei Schlangen (*Zamenis*) unter Zuhilfenahme der Injektionsmethode nachgewiesen.

Ähnlich lassen sich an den Totalpräparaten Nervenstümpfe beobachten (*Ns.* Fig. 3, Taf. XXII), die sich durch Verzweigung in das sechseckige Maschenwerk auflösen. Außer diesen Ästen, die sich im Verlauf den Blutgefäßen anschließen, bestehen dünnere Bündelchen, die in cranio-caudaler Richtung von einer kurzen Leiste des Sechsecks zur andern hinziehen, meist in Einzahl, selten zu zwei oder mehr (s. Fig. 3, Taf. XXII).

Wie sich das Netz von Nerven und Gefäßen (gelb) zu den Anwachs- (rot) und Abdrucklinien (blau) der Schuppen verhält, ergibt sich aus Fig. 6, Taf. XXII. Auch in Fig. 3 läßt sich die Lagebeziehung vom Plexus zu den Abdrucklinien (*A.*) erkennen. Kombiniert man Fig. 6 mit Fig. 2 (oder dem unteren Drittel von Fig. 1), so erhellt, daß die kurzen Seiten der Sechsecke des Geflechtes ein wenig cranialwärts von der Zickzacklinie sich befinden, in der proximale und distale Längstäfelchen zusammenstoßen; von dieser Tatsache kann man sich auch überzeugen, wenn man auf dem straffen Corium vereinzelt Schuppen sitzen läßt und ihre Beziehung zum Nerven- und Blutgeflecht studiert. Wir kommen bei der Betrachtung der Nervenverästelung in der Schuppe selbst nochmals hierauf zurück (s. S. 707). Selbstverständlich betrachte ich dieses Netz von Gefäßen und Nerven nicht als etwas nur der *Voeltzkowia* eignes: es wird sich vielmehr bei allen Formen mit ähnlicher Beschuppung in der geschilderten Art vorfinden, ist aber bisher, infolge der Ungunst des Objektes noch nicht in dieser Vollständigkeit beobachtet worden.

## 5. Präformierte Bruchstellen in der Haut des Schwanzes.

Untersucht man in der zu Anfang des vorigen Abschnittes angegebenen Weise das straffe Corium vom Schwanz, so zeigen sich schon bei schwacher Vergrößerung in der Querrichtung des Tieres, untereinander in einem Abstand von etwa 1,5 mm parallel verlaufende, feine Linien. Textfig. V versinnlicht diese Verhältnisse: die Haut ist etwas seitlich von der Mittellinie des Bauches (*v.M.*) aufgeschnitten und in



Textfig. V.

Ringförmiges Hautstück vom Schwanz, nahe der Mittellinie des Bauches (*v.M.*) aufgeschnitten und in der Ebene ausgebreitet, größtenteils von Schuppen befreit. *p.B.*, präformierte Bruchstellen der Haut; *S.*, Anordnung der Schuppenwurzeln caudalwärts von einer Bruchstelle; *d.M.*, dorsale Mittellinie; *l.S.*, *r.S.*, linke und rechte Seitenlinie. Vergr. 5,4 fach.

der Ebene ausgebreitet; die erwähnten Querlinien sind mit *p.B.* bezeichnet; senkrecht zu ihnen verlaufen Linien, welche die Mitte des Bauches (*v.M.*), des Rückens (*d.M.*) und der rechten und linken Seite (*r.S.*, *l.S.*) anzeigen und durch eine nur an diesen Stellen vorhandene, innigere Verbindung der Haut mit intermuskulären bindegewebigen Septen und durch Gefäße hervorgerufen werden.

Die Querlinien sind die präformierten Bruchstellen der Haut, an denen sie beim Verlust des Schwanzes zerreißt. *Voeltzkowia* besitzt nämlich die Fähigkeit, den abgebrochenen Schwanz zu regenerieren; bisher lagen bei Anelytropiden hierüber keine Mitteilungen vor (WERNER, 1896, S. 142); in meinem Material befand sich ein Exemplar mit einem kurzen, regenerierten Schwanz, über den ich im histologischen Teil in betreff der Schuppenentwicklung berichten werde.

Schon WERNER (1896, S. 127—128) hat diese Bruchstellen bei verschiedenen Sauriern makroskopisch untersucht; er sagt von ihnen: »Hinter jeder Tuberkelquerreihe (auf dem Schwanz mancher

Geckoniden), mit Ausnahme der präanalen, und zwar in einem bei jeglicher Art bestimmten Abstände findet sich eine vorgebildete Bruchstelle der Haut, welche als eine feine . . . mehr oder weniger deutliche Quersfurche äußerlich erkennbar ist. Diese . . . Hautrißstellen finden sich nicht nur auf dem Schwanz von Geckoniden mit Tuberkelschuppen, sondern auch mitunter bei solchen mit gleichartiger Schwanzbeschuppung. . . . Andererseits können bei manchen tuberkelschuppigen Arten, welche solche Bruchstellen besitzen, diese äußerlich nicht erkennbar sein. «

»Außer den Geckoniden besitzen auch noch alle Lacertiden und Gerrhosauriden, die wirtelschuppigen Tejiden, die Zonuriden und manche andre mit wirtelschuppigen Schwänzen ausgestatteten Eidechsen sowie *Hatteria* äußerlich sichtbare präformierte Bruchstellen der Haut, denen wohl stets solche der Schwanzwirbel entsprechen; sie sind aber bei denjenigen Eidechsen, bei welchen die Schuppen in schiefen Reihen angeordnet sind, äußerlich nicht sichtbar (Scincoiden)«<sup>1</sup>.

»Es ist nicht möglich, den Schwanz einer Eidechse mit präformierten Hautrißstellen an einer andern Stelle zum Abreißen oder Abbrechen zu bringen. Außer mit dem Vorhandensein der Querteilung der Wirbel, welche von HYRTL und LEYDIG bei vielen Eidechsen aus den Familien der Lacertiden, Tejiden, Scincoiden, Anguiden, Iguaniden und bei *Pygopus* gefunden wurden und in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Reptilien S. 476) auch von *Hatteria* erwähnt ist, hängt dies auch mit der Zähigkeit der Haut zwischen den Rißstellen zusammen. «

Auch bei *Voeltzkowia* ist die eigenartige Querteilung der Schwanzwirbel vorhanden, wodurch ein jeder Wirbel in ein kürzeres vorderes und ein längeres hinteres Stück zerlegt wird. Die Trennungsstelle liegt bei *Voeltzkowia* unmittelbar vor dem Ansatz der Querfortsätze, an deren Bildung der vordere Teil des Wirbels sich nur in untergeordnetem Maße beteiligt. Hier bricht die Wirbelsäule, wenn man den Schwanz zerreißt. Dieser Spalt ist keine sekundäre Erscheinung, die in der Anlage der Wirbel nicht gegeben ist, wie die älteren Autoren annahmen, sondern von vornherein durch ein ungenügendes Verwachsen der zu einem Wirbel verlöteten caudalen und cranialen Sclerotomhälften begründet (SCHAUINSLAND 1900, S. 748 und 769; BALDUS 1901, S. 7).

<sup>1</sup> Auch bei *Seps tridactylus* ließen sich die präformierten Bruchstellen in der von mir angegebenen Weise sichtbar machen (SCHMIDT).

Untersucht man in einem solchen Falle die Trennungsstelle der Haut, so findet man, daß sie genau den geschilderten präformierten Bruchlinien entspricht; da erscheint die Haut »meist wie mit einem scharfen Messer geschnitten« (WERNER 1896, S. 128). Die mechanische Bedingung für dieses eigenartige Verhalten werden wir im histologischen Teil kennen lernen; haben wir doch vorhin (s. S. 631) festgestellt, daß gemäß dem Verlauf der Bindegewebsfasern im straffen Corium gerade dem Zerreißen der Haut in der Querrichtung des Tieres der größte Widerstand entgegengesetzt wird.

Entwicklungsgeschichtlich dürfte die präformierte Rißstelle der Haut nichts anderes sein, als die Verwachsungsstelle der Cutisplatten zweier benachbarter Ursegmente, wenigstens entspricht sie ihr der Lage nach: da die Cutisplatten in ihrer Stellung mit den Wirbeln alternieren, kommt die Grenze zweier Cutisplatten über den mittleren Teil des Wirbels, über die präformierte Bruchstelle, zu liegen.

Es sei hier noch eingeschaltet, daß ein leichtes Brechen des Schwanzes in der Intervertebralspalte, also zwischen zwei Wirbeln, unmöglich ist, da die Muskeln von einem zum andern Wirbel übergehen und der Trennung hier widerstehen. (Vgl. in betreff der Lagebeziehungen von primärem Sclerotom, Wirbel, Myotom und Cutisplatte z. B. BONNET, 1907, S. 378—379.)

Das Verhalten der Schuppen an den Rißstellen ist aus Textfig. V zu entnehmen. Man sieht, daß die Ränder der Schuppenwurzeln (S.) hinter der präformierten Bruchstelle ansitzen und ungefähr eine Linie bilden; dies kommt daher, daß in der Querrichtung des Tieres mit Überschlagen je einer Längsreihe Schuppen in gleicher Höhe liegen, z. B. die Schuppen 6 und 2 Fig. 1, Taf. XXII; anderseits ordnen sich auch in den zwischenliegenden, überschlagenen Reihen entsprechende Schuppen in Querreihen. So bietet auch die Anordnung der Schuppen der Trennung der Haut beim Abbrechen des Schwanzes keine Schwierigkeit, da die angewachsenen Teile der Schuppen nicht von einem »Hautsegment« (WERNER) auf das andre übergreifen. In jeder Längsreihe eines Hautsegmentes folgen zwei Schuppen hintereinander; diese zweigliederigen Längsreihen erscheinen nach dem eben Auseinandergesetzten abwechselnd nach vorn und hinten verschoben. Innerhalb eines solchen Hautsegmentes ist eine Trennung nicht mehr möglich; es gelingt nicht, Hautringe vom Schwanz abzureißen, bei denen in jeder Längsreihe nur eine einzige Schuppe sich befindet. Dies entspricht dem von WERNER (1895, S. 128) bei *Zonurus*, *Pseudocordulus*,

Lacertiden, Gerrhosauriden und Tejiden gefundenen Zustand: während bei den Geckoniden jedes Hautsegment eine Tuberkelschuppen-Querreihe trägt, umschließen am Schwanz der genannten Formen zwei Schuppenwirtel die aneinander stoßenden Hälften benachbarter Wirbel und bilden ein Hautsegment, innerhalb dessen eine Bruchstelle nicht präformiert ist. Und wie man bei diesen Formen stets nur Schuppenwirtelpaare, niemals aber eine ungerade Zahl von zusammenhängenden Wirteln als Teilprodukte erhält, so weisen auch die Bruchstücke vom Schwanz der *Voeltzkovia* immer eine gerade Zahl als Summe der in einer Längsreihe hintereinander liegenden Schuppen auf, eine Zahl, die doppelt so groß ist, wie die das Bruchstück zusammensetzenden Hautsegmente.

#### 6. Bemerkungen zur Phylogenie der Horn- und Knochenschuppe bei Eidechsen.

Nach HAECKEL (1895, S. 55, 234, 300) ist der knöcherne Bestandteil der Reptilienschuppe, die *Lepis*, der ursprüngliche, primäre, in letzter Instanz auf Hautzähne zurückzuführen; über ihm entwickelte sich als neue Erwerbung die Hornschuppe, *Pholis*, durch Anpassung an den Aufenthalt in der atmosphärischen Luft; bei der Mehrzahl der jetzt lebenden Saurier gingen die Verknöcherungen verloren, in dem Maße, wie das epidermoidale Kleid der Hornschuppen sich verstärkte.

Die Richtigkeit dieser Auffassung für den Ursprung der Knochenplatten zunächst zugegeben, scheint mir die auch von andern Autoren als Erklärung für die extreme Hornbildung der Reptilien angeführte Einwirkung der Luft nicht hinzureichen; denn auch im Wasserleben ist Hornbildung möglich. Ich will nicht auf die mächtige Hornbedeckung der marinen Schildkröten hinweisen, weil es sekundär wasserlebige Tiere sind. Aber wir finden auch bei niedriger stehenden, von jeher wasserlebigen Vertebraten bedeutende Horngebilde dort, wo das Bedürfnis dafür vorliegt; es sei nur an die Hornzähne der Cyclostomen erinnert. Diese mächtige lokale Hornentwicklung ist für uns noch besonders dadurch interessant, daß sie in der Bildung von Ersatzzähnen (vgl. z. B. STUDNICKA, 1909, S. 42 u. f.) ein durch mechanische Momente, das Abnutzen der Zähne, bestimmtes periodisches Wachstum der Epidermis aufweist, wie wir es ganz ähnlich in der Haut der Eidechsen finden. Einen geringen Grad der Verhornung weist ja die Epidermis der Fische durchweg auf, nur daß diese Erscheinung bei dem gleichzeitigen Vorhandensein des Verschleimungsprozesses nicht so

ausgeprägt hervortritt (MAURER, 1895, S. 8); deutlicher wird die Verhornung schon bei den Amphibien, und zwar nicht nur im terrestrischen Leben (Hornzähnchen der Kaulquappen). Bei höheren Wirbeltieren finden sich Hornbildungen vielfach an solchen Stellen, die dem Einfluß der Luft nicht wesentlich ausgesetzt sind; es seien erwähnt die Kauplatten von *Ornithorhynchus* und die Verhornung der Zunge, wie sie vor allem in den Zungenstacheln mancher Vögel auftritt, die Stacheln der Speiseröhre von Schildkröten. Die Einwirkung der Luft ist also für den Verhornungsprozeß keine Notwendigkeit, sie spielt höchstens eine gewisse Rolle für die Härte der Hornbildungen infolge der Austrocknung. Der Chemismus der Verhornung ist von inneren Ursachen vollkommen beherrscht, und für die Intensität, mit der die Verhornung einsetzt, ist uns von äußeren Faktoren beim Integument nur die mechanische Beanspruchung der Epidermis bekannt: Druck z. B. erzeugt stärkere Hornbildung. Darauf ist schon von verschiedenen Seiten hingewiesen worden, und diese Tatsache müssen wir für die Erklärung verwerten. Nicht allein für die Verhornung, sondern auch für die Schuppenbildung sind die äußeren mechanischen Einflüsse von größter Wichtigkeit.

RÖMER hat darauf hingewiesen, daß die Hornschuppen von *Manis* und *Dasybus* durch die grabende Lebensweise entstanden seien; REH findet die Gliedmaßen von Säugern nirgendwo so schön beschuppt als bei grabenden Formen, dem Ameisenbär, Ziesel, Murmeltier, der Spitzmaus, bei *Urotrichus* und dem Maulwurf; nach TORNIER wird in der Epidermis die Hornbildung durch Reibung sehr vergrößert, und während Tiere, die ihre Haut nicht der Reibung aussetzen, wenig oder gar nicht verhornte Epidermiszellen aufweisen, tritt umgekehrt bei grabenden Eidechsen, z. B. den Amphibäniden, die stärkste Hornung ein. H. C. E. ZACHARIAS (1898), dem ich diese Angaben von RÖMER, REH und TORNIER entnommen habe (S. 62), sieht in der Reibung, d. h. der Vereinigung von Druck und Bewegung, gegen Erdmassen oder andre Faktoren die Ursache der Verhornung, nicht nur weil die extremsten Gräber auch die extremste Beschuppung zeigen, sondern auch, weil man bei den andern nachweisen kann, daß die der Reibung am meisten ausgesetzten Körperstellen die stärkst beschuppten sind (S. 63).

Wenn wir nach dem Vorstehenden die mechanische Beeinflussung der Epidermis für die Entstehung bedeutenderer Verhornung und die Schuppenbildung in Anspruch nehmen, so entsteht die Schwierigkeit, zu erklären, wie die Verhornung und Schuppenbildung an den Stellen zustande gekommen ist, wo die Reibung nicht ansetzt, z. B. auf dem

Rücken; denn allseitig der Reibung ausgesetzt ist nur die Haut grabender (vor allem fußloser) Formen; diese aber sind sekundären Ursprunges und können daher für das Zustandekommen der Verhornung der andern nicht herangezogen werden. Ich sehe nur eine Möglichkeit, dieser Schwierigkeit zu entgehen, nämlich in der Annahme, daß die Verhornung von den durch die Reibung zu diesem Prozeß stärker angeregten Hautstellen sich allmählich über den ganzen Körper ausbreitete und weil sie sich auch hier als Schutz zweckmäßig erwies, durch Selection erhalten wurde. Die Stelle, an welcher extreme Horn- und Schuppenbildung zuerst auftrat, wird die Bauchseite gewesen sein, wie auch jetzt bei vielen Schlangen und Eidechsen die Schilder des Bauches durch die stärkste Hornbildung ausgezeichnet sind. —

H. C. E. ZACHARIAS (1898, S. 63) lehnt auch den zweiten, wohl meist angenommenen (z. B. MAURER, 1895, S. 606 und 307) Teil der HAECKELschen Theorie ab, daß nämlich die Reptilienschuppen dadurch zu reinen Hornschuppen geworden sind, daß die Knochenschuppen im Corium schwanden.

Folgende Überlegung scheint mir die Meinung von ZACHARIAS durchaus zu stützen. Wären die Knochenschuppen der Eidechsen den Schuppen der Fische homolog, also auf Hautzähnen zurückführbar, dann müßten sie am Kopf ihr ursprüngliches Verhalten aufgeben haben und zu den Belegknochen geworden sein. Tatsächlich aber sind bei Eidechsen mit Verknöcherungen im Integument diese Knochenbildungen auch in der Haut des Kopfes vorhanden und bestehen neben den Belegknochen. Also ist die Annahme, daß die Hautknochen der Eidechsen den Fischschuppen homolog sind, unvereinbar mit der Theorie der Bildung der Belegknochen.

Ebenso steht sie im Widerspruch zu SOKOLOWSKYS Hypothese von der Schuppenentwicklung innerhalb der Ordnung der Eidechsen. SOKOLOWSKY (1899, S. 50) gelangte durch vergleichende Untersuchung des Integuments der Echsen zur Ansicht, daß bei ihnen als Ausgangspunkt der Schuppenentwicklung Rundhöckerpapillen zu betrachten sind, die noch heute bei verschiedenen Geckoniden den ausschließlichen Bestandteil des Hautreliefs bilden. An phyletisch höher stehenden Gattungen dieser Familie treten zwischen diesen primitiven Hautelementen als sekundäre Bildungen Zapfenpapillen auf, die in Reihen gestellt erscheinen. Die Zapfenreihen vermehren sich bei den auf die Geckoniden folgenden Echsenfamilien unter Verdrängung der Körner so, daß diese teilweise nur in ganz geringen Überresten zwischen den größeren Elementen aufzufinden

sind. Indem die Zapfenpapillen sich nach hinten umlegen, gehen sie von dem radiär-symmetrischen Wachstum zum bilateral-symmetrischen über, platten sich immer mehr ab, nehmen tafel- und schilderartigen Charakter an und erreichen in der Bildung dünnwandiger Schuppen ihren Höhepunkt.

Nimmt man nun mit HAECKEL an, daß die Hornschuppe ersten Ursprunges durch eine Knochenschuppe verursacht ist, so sieht man sich weiterhin gemäß SOKOLOWSKY genötigt, zu glauben, daß die ursprüngliche Knochenschuppe in der Form einer Körnerpapille entsprach und alle jene Umformungen durchlief, welche von dieser zur bilateralen, platten Schuppe führen, und so der deckenden, verhornten Epidermis ihre Form aufprägte. Nichts spricht hierfür!<sup>1</sup>

Die von OTTO (1908, S. 248) zugelassene Möglichkeit, daß die Knochenschuppe, wie sie uns bei *Anguis* entgegentritt, noch die alte Amphibienschuppe sei, scheint mir daher nicht gut annehmbar. Das Integument der Blindschleiche ist kein primitives. Einmal müssen wir mit SOKOLOWSKY in der Schindelschuppe das Endergebnis der Schuppenentwicklung im Reptilienstamm erblicken, eine Ansicht, die durch den Parallelismus mit der Ontogenese die beste Stütze erhält. Andererseits aber steht das einförmige Integument der Blindschleiche (wie auch der *Voeltzkowia*) in engster Beziehung zu ihrer Fußlosigkeit. Bei der Rückbildung der Gliedmaßen, d. i. physiologisch dem Übergang von der laufenden zur schlängelnden Bewegung, erfährt der Rumpf eine Streckung, wie sich überall in den Fällen bei den Wirbeltieren feststellen läßt (vgl. z. B. VERSLUYS, 1908, S. 36—37), in welchen die Locomotion von den Gliedmaßen auf die Wirbelsäule übergeht. Gleichzeitig damit vollzieht sich eine Umformung des Rumpfquerschnittes: während der Rumpf bei den laufenden Echsen eine dorso-ventrale oder laterale (*Chamaeleo*) Abflachung erkennen läßt, nähert er sich bei den schlängelnden Arten immer mehr der Kreisform, die einer allseitigen Verbiegungsfähigkeit, wie jene Art der Fortbewegung sie voraussetzt, einen gleichmäßig geringen Widerstand darbietet. Nun ist aber die Form der Schuppen abhängig von der Plastik der Körperteile, die sie bekleiden: je mehr Kanten, Leisten, Vorwölbungen, Vertiefungen vorhanden sind, kurz je komplizierter die Form eines Körper-

<sup>1</sup> SOKOLOWSKY (1898, S. 35) scheint eine ähnliche Meinung zu vertreten; denn nach ihm tragen die verkalkten Rundhöckerpapillen der Helodermen einen älteren Charakter als die Kalkschuppen der Scincoiden zur Schau. Ich möchte glauben, daß es sich bei den Helodermatiden ebenso wie in dem von LWOFF bei *Hatteria* beobachteten Falle um senile Kalkbildungen handelt.

teiles ist, um so differenzierter muß das Schuppenkleid sein und ist es in der Tat. Nähert sich der Querschnitt des Rumpfes der Kreisform, so bietet er überall die gleichen plastischen Verhältnisse dar und die Beschuppung muß eine durchaus einförmige werden. Gewiß ist der Satz richtig, daß ein Tier neben Merkmalen einseitiger Anpassung alte Charaktere bewahren kann; aber wohl kaum ein andres Organsystem ist so dem unmittelbaren Einfluß des Milieus und daher einer Veränderung ausgesetzt wie das Integument. Mir erscheint das Integument der Blindschleiche als ein sekundär vereinfachtes, ehemals reicher differenziertes Schuppenkleid; und ich meine, es ist einfacher anzunehmen, daß die ontogenetisch so spät auftretenden (s. S. 641) Knochenplatten Neubildungen sind, als daß das Integument die bedeutende Umformung des ganzen Körpers unverändert überstand.

Ferner sind Horn- und Knochenschuppe in so hohem Grade voneinander unabhängig, daß ein formbestimmender Einfluß der einen auf die andre unwahrscheinlich wird. Betrachten wir die Verhältnisse bei den Geckoniden, einer Gruppe, die (nicht nur in bezug auf das Integument!) primitiv erscheint: hier, am Ausgangspunkt für die Entwicklung der Hornschuppe, sind keine Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppe nachweisbar. Die rhombischen Knochenplättchen von *Tarentola mauritanica* — bei *Tarentola annularis* überzeugte ich mich von ähnlichen Verhältnissen — ziehen in auffallend regelmäßig diagonal sich kreuzenden Reihen, ganz und gar unabhängig von den sie überdeckenden Horngebilden, durch die Lederhaut hindurch (OTTO 1908, S. 233). Zwar möchte OTTO (S. 241) annehmen, daß bei den Ascalaboten die ursprünglich vorhandene Beziehung zwischen Horn- und Knochenschuppe verloren gegangen ist<sup>1</sup>; aber damit ist die Tatsache schlecht zu vereinigen, daß OTTO die Andeutung einer solchen Beziehung an den Körperstellen beobachten konnte, wo die Cutisverknöcherungen im Schwinden begriffen sind. Außerdem beobachtete ich bei dem untersuchten jüngeren Exemplar von *Tarentola annularis*, daß in der Haut der Bauchseite — das aber ist der Ort, an welchem dachziegelig sich deckende Schuppen am ausgeprägtesten sind (OTTO 1908, S. 234,

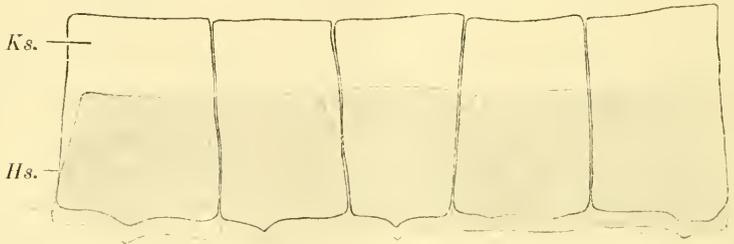
<sup>1</sup> OTTO (1908, S. 241) stützt die Ansicht von ursprünglichen Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen bei Geckoniden darauf, daß am regenerierten Schwanz von *Tarentola maur.* solche Beziehungen vorhanden sind. Dem muß ich entgegen halten: einerseits wird die phyletische Bedeutung der Schwanzregenerate von gewisser Seite bestritten (TORNIER u. a.); andererseits ist ein Schluß auf die Phylogenie nur möglich, wenn das Regenerat sich von der ursprünglichen Bildung unterscheidet. Bei *Tarentola mauritanica* aber ist die gleiche Beziehung auch am primären Schwanz vorhanden (OTTO, S. 240).

SOKOLOWSKY 1898, S. 21) — die Cutisverknöcherungen vollständig fehlen. Durch ihr Fehlen oder Schwinden können die Verknöcherungen schwerlich den Anstoß zur Schuppenbildung geben. Bei den Geckoniden entwickeln sich daher meiner Meinung nach die Hornschuppen ganz unabhängig von den Verknöcherungen.

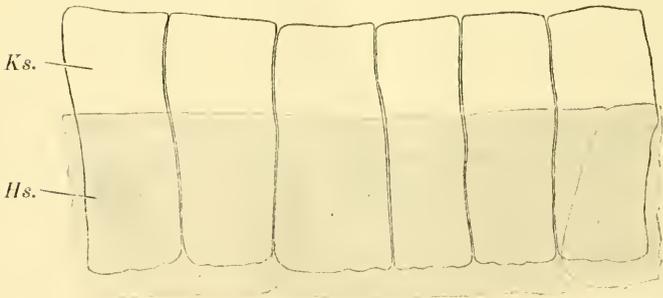
Ehe ich die Geckoniden verlasse, möchte ich die bemerkenswerte Tatsache erwähnen, daß bei ihnen das Auftreten der Cutisverknöcherungen in embryonale Zeit fällt. Ich überzeugte mich hiervon bei *Geckolepis polylepis* Bttgr. — das Material verdanke ich der Güte von Herrn Professor VOELTZKOW —, der in seinen großen, in dieser Familie nur in ganz wenigen Fällen vertretenen Schindelschuppen eine Ansammlung kleiner, unregelmäßig geformter Verknöcherungen besitzt, ganz abweichend von den sonst bekannten Verknöcherungen bei Geckoniden. Bei den übrigen Familien dagegen entstehen die Verknöcherungen in nachembryonaler Zeit, sogar anscheinend erst bei ausgewachsenen Tieren, soweit wenigstens mir Mitteilungen hierüber bekannt sind oder Material vorliegt: bei älteren Embryonen von *Seps* und bei Embryonen von *Anguis* kurz vor Geburt konnte ich keine Spur von Cutisverknöcherungen wahrnehmen; ein gleiches für *Anguis* berichtet KRAUSS (1906, S. 332 und 335; Embryonen und 4 Monate alte Tiere knochenfrei); OTTO (1908, S. 206) fand bei Exemplaren von 7,5 cm und 13 cm Länge eine noch vollständig unverknöcherte Cutis; erst bei einer 23 cm langen Blindschleiche waren allerdings noch recht dünne Knochenschuppen entwickelt. Nach BOULENGER (1885, Bd. II. S. 300) verknöchern die Rundhöckerpapillen der Helodermatiden bei erwachsenen Exemplaren (s. Anm. S. 639). Ob man aus diesen Verhältnissen den Schluß ziehen darf, daß die Cutisverknöcherungen der Geckoniden älteren Ursprunges sind als die der übrigen Familien — je früher ein Organ in der Ontogenese auftritt, um so älter ist sein phyletischer Ursprung —, müssen weitere, vor allem entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen dartun. —

Außer den Anguiden besitzen nach OTTOS Untersuchungen die Zonuriden *Zonurus* und *Pseudopus* einfache, der überdeckenden Hornschuppe entsprechende Knochenschuppen. Interessante Verhältnisse, die auf die Entstehung gewisser Mosaikschuppen Licht werfen, fand ich bei den den Zonuriden nahestehenden Gerrhosauriden, und zwar bei *Gerrhosaurus nigrolineatus* und *Zonosaurus madagascariensis*. Die erste Art ist auf dem Rücken mit viereckigen, in Querreihen geordneten, auf der Bauchseite mit größeren querlänglichen Hornschuppen bedeckt, die ebenfalls in Querreihen stehen, die denjenigen der Rückenseite

entsprechen. An den Seiten des Körpers verläuft eine mit kleinen Schüppchen bekleidete Längsfalte. Da sie im Bereich des Schwanzes aufhört, erscheint dieser durch die Vereinigung der dorsalen und ventralen Querreihen wirtelig beschuppt. Die dorsalen und lateralen Schwanzschuppen sind mit Kielen versehen, die weniger ausgeprägt auch schon mehr nach vorn auf dem Rücken zu sehen sind. Untersucht man die Beziehung von Horn- und Knochenschuppen, so ergibt sich, daß auf dem Rücken und im Schwanzabschnitt unter jeder Hornschuppe eine dicke Knochenschuppe liegt (Textfig. W 1), die in ihrer Form



Textfig. W 1.



Textfig. W 2.

*Gerrhosaurus nigrolineatus*. 1. Stück einer Schuppenquerreihe des Rückens: jeder Hornschuppe entspricht eine Knochenschuppe, wenn auch die Begrenzung von Horn- und Knochenschuppen sich nicht genau deckt. 2. Stück einer Schuppenquerreihe des Bauches: auf eine Hornschuppe entfallen mehrere Knochenschuppen; die Grenzen von Horn- und Knochenschuppen stehen in keiner Beziehung zueinander. Hs., Hornschuppe; Ks., Knochenschuppe. Vergr. 22,5 fach.

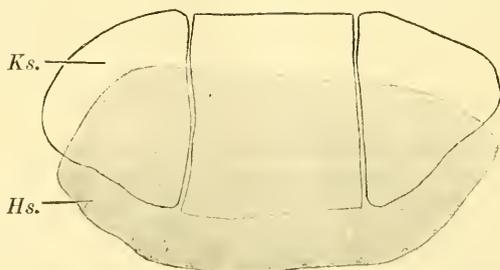
an die von *Zonurus* (OTTO, 1908, S. 204) erinnert. Allerdings stimmen die Grenzen der Hornschuppen nicht genau mit denjenigen der Knochenschuppen überein, aber es läßt sich doch mit Sicherheit immer das zusammengehörige Schuppenpaar feststellen. Die seitliche Deckung der Hornschuppen ist auf der Rückenseite sehr gering. Auf der Bauchseite (Textfig. W 2) dagegen ist die Beziehung von Horn-

und Knochenschuppen eine ganz andre; die Knochenschuppen haben im wesentlichen die Form derjenigen auf der Rückenseite; die Hornschuppen dagegen, welche einen höheren Grad der seitlichen Deckung aufweisen, sind viel größer und überdecken mehrere dieser Knochenplatten, ohne daß irgend eine Beziehung zwischen Horn- und Knochenplatten ersichtlich wäre. Dieser Fall zeigt evident, daß Horn- und Knochenschuppen einen hohen Grad von Unabhängigkeit besitzen und daß es keinesfalls die Knochenschuppe ist, welche die Form der Hornschuppe bestimmt. Das Verhalten der Schuppen auf der Bauchseite erklärt man wohl am einfachsten durch die Verschmelzung von kleineren Hornschuppen, die sich ehemals gleich denen der Rückenseite verhielten; eine Verschmelzung von Hornschuppen ist ja auch für andre Reptilien nachgewiesen (H. C. E. ZACHARIAS 1898, S. 58—62 u. f.). Besonders erwähnenswert ist noch, daß die Plättchen einer jeden Schuppenquerreihe untereinander seitlich in derselben Art miteinander verbunden sind, wie die Teilplättchen von Mosaikschuppen; diese Verbindung ist so fest, daß beim Versuch, ein Plättchen aus einer herausgeschnittenen Querreihe zu entfernen, öfter ein Knochentäfelchen zerbricht, als daß die Verbindung zweier Knochentäfelchen nachgibt.

Bei *Zonosaurus madagascariensis* sind auf der Rückenseite die Beziehungen von Horn- und Knochenschuppen den entsprechenden, vorhin geschilderten ähnlich (vgl. Textfig. W 1); auf der Bauchseite dagegen liegen andre Verhältnisse vor; hier finden sich größere, quer längliche Hornschuppen, deren jeder drei Knochenschuppen entsprechen (Textfig. X), also Mosaikschuppen. Das mittlere der drei untereinander verbundenen »Mosaiktäfelchen« zeigt noch die typische Form der Knochenschuppen, denen auf dem Rücken je eine Hornschuppe zugehört; seine Größe ist die der einfachen Knochenplatte der Rückenschuppen. Für diese Form kann kein Zweifel bestehen, daß die Mosaikschuppe durch Zusammen-treten von drei einfachen Knochenschuppen entstanden ist; die mittlere derselben ist wesentlich unverändert geblieben; die seitlichen haben sich in Anpassung an den Rand der Hornschuppe gerundet in dem Maße wie die Deckung der Hornschuppen zunahm und damit die Beziehungen zwischen Horn und Knochenplättchen inniger werden mußten. Daß die Mosaikschuppen überall in dieser Weise entstanden sind, ist fraglich.

So neigt OTTO der Ansicht zu, daß die Mosaikschuppe der Scincoiden durch sekundäre Spaltung aus einer ursprünglich

ungeteilten Schuppe hervorgegangen ist (1908, S. 246); er stützt sich darauf, daß die Knochenkörperchen mit ihrem Längsdurchmesser nicht dem Umriß der einzelnen Mosaikplatten, sondern dem der ganzen Knochenschuppe parallel laufen. Ich habe mich zwar von dieser Tatsache nicht mit Sicherheit überzeugen können. Deutlich läßt sich diese Anordnung bei *Voeltzkowia* nur am proximalen Schuppenrand erkennen; in den distalen Längsplättchen dagegen verlaufen die Knochenkörperchen nicht etwa dem Hinterrand der ganzen Schuppe parallel, sondern in der Längsrichtung eines jeden Täfelchens (s. S. 690—691). Ferner glaube ich an Schnitten gesehen zu haben, daß am Rande jedes Täfelchens eine dünne Zone von Knochenzellen vorhanden ist, deren längerer Durchmesser dem Rand parallel verläuft (s. Fig. 32, Taf. XXIII). KRAUSS berichtet ähnliches für *Gongylus* (1906, S. 335—336). Bei den geschilderten Schuppen der Bauchseite von *Zonosaurus* (Textfig. X), die infolge ihrer größeren Mächtigkeit



Textfig. X.

*Zonosaurus madagascariensis*. Schuppe von der Bauchseite; auf die Hornschuppe entfallen drei Knochenplättchen der Art, wie sie auf dem Rücken des gleichen Tieres jedes einzeln von einer Hornschuppe bedeckt werden. Hs., Hornschuppe; Ks., Knochenschuppe. Vergr. 22,5 fach.

für solche Untersuchungen viel geeigneter sind, als die winzigen Schüppchen von *Voeltzkowia*, ließ sich mit Gewißheit am Totalpräparat sehen, daß vom proximalen Rand eines »Mosaikplättchens« ein dünner Saum ausgeht mit längs gerichteten Knochenzellen, der die Kanten eines Täfelchens begleitet, die einem Teilspalt zugekehrt sind.

Der Annahme aber, daß auch die Mosaikschuppen der Scincoiden durch Zusammentreten von Täfelchen entstanden sind, steht das Vorhandensein der Teilspalte zwischen proximalen und distalen Längsplättchen entgegen; sie würde ein schwer verständliches Zusammentreten hintereinander gelegener Knochenschuppen voraussetzen; außerdem spottet die schrittweise zu beobachtende Zerlegung der Eckplatten dieser Ansicht. Hier bewährt sich OTTOS Vorstellung besser.

So muß man denn glauben, daß die Entwicklung zwei verschiedene Wege ging, die zum gleichen Ziel führten.

OTTOs Ansicht der Beziehung zwischen Knochenplättchen der Geckoniden und Scincoiden kann ich nicht beistimmen; er glaubt, daß vielleicht die Verknöcherungen der Geckoniden aus den Teilplatten von Mosaikschuppen hervorgegangen sind, indem die einzelnen Knochenstücke kleiner wurden und sozusagen verkümmerten (1908, S. 246). Bei einem Kleinerwerden der Knochenplatten müßten Lücken zwischen ihnen auftreten, während tatsächlich die einzelnen Plättchen dicht aneinander liegen. Außerdem bleibt der eigentümlich diagonale Verlauf der Knochenplättchen in der Haut des Rückens unerklärt.

Schließlich sei erwähnt, daß bei einer Regeneration von Mosaikschuppen der Scincoiden nicht etwa eine ungeteilte Schuppe, nach OTTO ihr hypothetischer Vorläufer, sondern ebenfalls eine Mosaikschuppe auftritt. Wenigstens überzeugte ich mich hiervon am wiedererzeugten Schwanz von *Seps*. Die Form der Hornschuppen ist derart verändert (WERNER) — und das spricht dafür, daß das einförmige Schuppenkleid dieser Tiere kein primitives ist —, daß an Stelle der gleichförmigen Beschuppung aus Cycloidschuppen nicht nur auf der ganzen Ventralseite, sondern auch auf der Dorsalseite des neugebildeten Schwanzes je eine Längsreihe großer, quer verbreiteter, ungefähr sechseckiger Schuppen mit konvexem Hinterrand erscheinen. In diesen regenerierten Schuppen waren die Knochenplättchen in der typischen Art entwickelt, wie es OTTO (1908, S. 220 f.) schildert.

## Histologischer Teil.

Bekanntlich besteht die Haut der Eidechsen wie diejenige aller Wirbeltiere aus zwei Hauptschichten, einer äußeren, epithelialen, der Epidermis, und einer nach innen folgenden bindegewebigen, der Cutis (Corium). Nach den landläufigen Anschauungen unterscheiden sich diese beiden Schichten auch genetisch: die erste stammt vom Ectoderm, die zweite wird vom Mesoderm geliefert.

### I. Epidermis.

#### 1. Schichten der Epidermis.

Die Epidermis der Eidechsen ist durch eine Schichtenbildung ausgezeichnet, die in dieser Deutlichkeit nur noch bei den Schlangen

wiederkehrt und hier wie dort in enger Beziehung zur Häutung steht. Die Häutung bei den Wirbeltieren läßt sich bezeichnen als ein Abwerfen der oberflächlichen, verhornten Epidermisschichten in größeren Stücken, ein Vorgang, der sich durch das ganze Leben des Individuums hindurch in Zeitabständen wiederholt, deren Dauer von der Ernährung (und damit bei jugendlichen Tieren von dem Wachstum) und der Jahreszeit bestimmt wird. Die abgeworfenen Hornschichten werden durch (mitotische) Teilung der auf einem indifferenten Zustand verharrenden Zellen der Keimschicht (Stratum Malpighii) geliefert, und zwar ist die neue Hornschicht schon vorgebildet, ehe die alte abgeworfen wird. So folgen im Laufe der Zeit zahlreiche Epidermis»generationen« (MAURER) aufeinander.

Biologisch betrachtet, hat die Häutung der Wirbeltiere die Bedeutung einer Erneuerung des schadhaft gewordenen Hornkleides und unterscheidet sich dadurch wesentlich von der Häutung der Arthropoden, bei denen die Beziehung zum Wachstum und zur Metamorphose eine viel engere ist, indem dies ohne Abwerfen des starren, nicht umformbaren Chitinpanzers unmöglich erscheint. Hier ist es nicht die Abnutzung, die eine Erneuerung der Integumentoberfläche fordert; denn Chitin ist viel widerstandsfähiger als Horn, und das Chitinkleid hält beim Imago tatsächlich für den Rest des Lebens aus. Bei den Wirbeltieren geschieht die Erneuerung der Epidermisoberfläche durch das Abschilfern kleiner Schüppchen oder durch die Häutung. Wenn WOLFF (1889, S. 582) sagt, die Häutung sei gegenüber der Abschürfung kein Vorteil, so kann ich ihm hierin nicht beistimmen; denn ein Abschilfern kleiner Schüppchen setzt, wenn es in etwas gleichmäßig erfolgen soll, eine glatte Oberfläche, gewisse Weichheit und Beweglichkeit der Haut voraus, die durch vorübergehende Faltenbildung diesen Vorgang mechanisch befördert; in der harten, beschuppten Haut der Reptilien aber wären verschiedene Übelstände unvermeidlich, wenn das Abtragen der oberflächlichen Hornschichten einem Abschilfern überlassen bliebe. Zunächst ist es undenkbar, wie die abgestoßene Hornsubstanz bei Formen mit Schindelschuppen aus den Schuppenwinkeln entfernt werden sollte; hier würden die Hornmassen sich allmählich ansammeln, die Beweglichkeit des Hautpanzers herabsetzen, wenn nicht gar zu Krankheiten führen. Diese Gefahren werden bei der Häutung dadurch vermieden, daß diese Stellen in Zusammenhang mit der Schuppenoberfläche in gleicher Weise wie diese von den überflüssigen Hornmassen befreit werden; tatsächlich fehlt ja bei Schildkröten und Krokodilen, deren Hautrelief viel einfacher ist als

das beschuppter Formen, eine Häutung; es findet hier eine allmähliche Abnutzung der Hornschicht statt (GEGENBAUER, 1898, S. 94). Ferner würde eine Abschilferung nicht eine so gleichmäßig glatte Oberfläche der Haut liefern, wie sie durch das scharfe Abheben von Schichten bei der Häutung gewährleistet ist. Zusammenfassend kann man daher wohl behaupten, daß die Häutung der Eidechsen und Schlangen eine unerläßliche Bedingung für die volle Leistungsfähigkeit ihres Integumentes ist. —

Die Epidermis der Reptilienhaut ist so häufig untersucht worden, daß ich hier nur eine gedrängte Übersicht der reichen Literatur geben kann mit besonderer Berücksichtigung dessen, auf das mich meine eignen Befunde führten.

LEYDIG (1868, S. 68, 73; in betreff früherer Arbeiten s. Anm. S. 611), der als erster die Epidermis der Reptilien einer gründlichen Untersuchung unterzog, unterscheidet an Schichten, von außen nach innen gerechnet:

- 1) eine helle, homogene, weder durch Essigsäure noch Kalilauge in Zellen zerlegbare Schicht, »also eine wirkliche Cuticula«,
- 2) eine trübweißliche Lage aus Zellen mit fettartigem körnigen Inhalt,
- 3) eine Cylinderzellenschicht.

Die Cuticula betrachtet er (1872a, S. 4; 1873, S. 754 u. f.) als ein Abscheidungsprodukt oder verdickte Zellmembran der äußersten Epidermislage; sie ist nach ihm der Sitz einer bald mehr welligen, bald mehr dachziegeligen oder querschuppigen Zeichnung (1876, S. 120 u. f.); ob diese Zeichnung mit den Zellgrenzen zusammenfällt, darüber spricht LEYDIG sich verschieden aus (1872a, S. 4; 1873, S. 759, 761, 762). Die Cuticula soll bewirken, daß die Häutung bei Reptilien und Amphibien in ähnlicher Weise verlaufe wie bei Arthropoden.

F. E. SCHULZE (1869, S. 295) vermißt allgemein das Vorkommen von cuticularen Grenzsäumen in der Epidermis der drei oberen Wirbeltierklassen.

CARTIER (1872a, S. 235) führt als Schichten der Geckotidenepidermis auf:

- 1) Hornschicht,
- 2) Schleimschicht.

Eine Cuticula soll fehlen, dagegen auf den Zellen einzelne Cuticularbildungen vorkommen. Bei der Häutung (1874, S. 197) treten dort, wo die zwei Epidermisgenerationen aneinander stoßen, zwei Reihen prismatischer Zellen auf, innere und äußere Häutungszellen;

die innere bildet auf ihrer Oberseite, der späteren freien Fläche der Schuppe, die je nach den Arten sehr verschieden geformten »Cuticularbildungen« aus (bei *Lacerta* z. B. dachziegelförmige Schüppchen, S. 205); der Rest der Zellkörper liefert die homogene äußere Lage, die demnach »weder bloß verhornte Zellenlage (F. E. SCHULZE), noch bloß Cuticula (Zellenausscheidungsprodukt), sondern eine zusammengesetzte Bildung aus beiden Materien ist« (S. 200). An Stelle der äußeren Cylinderzellenlage beobachtete CARTIER bei *Lacerta* eine Schicht mit eigentümlich glänzenden dunkelrandigen Körnern (S. 206).

KERBERT (1876, S. 217—220) nennt als Schichten der Epidermis:

1) Hornschicht:

- a. Epitrichialschicht von zelliger Natur,
- b. Schicht mit Körnern, deren Fettnatur nicht nachweisbar war,
- c. Stratum lucidum, eine helle, unterste Zone der Hornschicht.

2) Stratum Malpighii.

Im Falle der Häutung folgt auf die Hornschicht ein zweites, schon mit Epitrichialschicht versehenes Stratum corneum, in dem die Körnerschicht schon angelegt ist (S. 218, 222). Riffzellen sah KERBERT in der Epidermis der Reptilien nicht.

WIEDERSHEIM (1875, S. 502) wendet sich nach seinen Erfahrungen bei *Phyllodactylus* gegen die Annahme einer Cuticula.

BRAUN (1877, S. 20) möchte die Bezeichnung Cuticularbildungen für die Skulpturen der Hautoberfläche anwenden, ohne damit die Basis, auf der diese Bildungen stehen, die eng verschmolzenen äußersten Epidermiszellen, ebenfalls als Cuticula zu betrachten; er glaubt (187b, S. 236), daß die Aufgabe der Cuticularhaare der Geckotiden die mechanische Trennung der Epidermisgenerationen bei der Häutung sei.

TODARO (1878) hat uns in seiner Arbeit »Sulla struttura intima della pelle de rettili« eine Untersuchung über das Integument, insbesondere die Epidermis, hinterlassen, auf die man wegen ihrer Fülle von Beobachtungen und Abbildungen, vor allem was die Häutungsvorgänge betrifft, immer zurückgreifen müssen, obwohl sie manche Angaben enthält, die mit den heutigen Anschauungen vom Leben der Zelle unvereinbar sind. Er unterscheidet in der Epidermis zur Zeit fern von der Häutung, in der ruhenden Epidermis könnte man kurz sagen:

1) Hornschicht (S. 1078—1079):

- a. Parte esterna compatta, aus festen Hornlamellen, deren Abschluß nach außen die pellicola epidermica bildet,
- b. Parte interna rilassata, aus lockeren Hornlamellen,

- 2) *Stratum Malpighii* (S. 1076), aus einer unteren Cylinderzellschicht und einer oberen Lage polyedrischer, mehr oder minder abgeflachter Zellen bestehend, die alle gezahnt sind.

Das Oberhäutchen besteht trotz seiner geringen Dicke aus zwei Schichten, der inneren der polygonalen Zellen (»strato delle cellule poligonali«, S. 1078—1079) und der äußeren Skulpturenschicht (»strato delle sculture«, S. 1082—1087). Die Skulpturenschicht setzt sich aus kernlosen, homogenen Schüppchen zusammen, die bei den Geckoniden die ursprüngliche polygonale Form der Zellen, aus denen sie hervorgegangen sind, bewahren. Bei diesen Formen besitzen sie auf der Oberfläche überall fadenförmige Verlängerungen, die besonders an den Haftklappen zu großer Entwicklung gelangt sind; sie sind protoplasmatischen Ursprunges und verhornt, nicht cuticularer Natur (S. 1089 und 1109).

Eine viel reichere Schichtung zeigt die Epidermis zur Zeit der Häutung; sie ist in der Mitte dieses Prozesses folgende (TODARO. Taf. XI, Fig. 43):

- 1) Abzuwerfende Schichten:

- a. *Strato corneo compatto* mit *pellicola epidermica*,
- b. *Strato corneo rilassato*,
- c. *Strato granuloso*,
- d. *Strato lucido*, dessen untere Zellen als besondere Schicht (CARTIERS »äußere Häutungszellen«) abgesetzt sein können,
- e. *Strato delle cellule glandulari* (CARTIERS »innere Häutungszellen«)<sup>1</sup>,

- 2) Neue Epidermisgeneration: *Cellule a protoplasma striato*,

- 3) *Stratum Malpighii*.

Das Heranwachsen der Schichten 1, c, d, e und 2 vollzieht sich folgendermaßen. Erste Periode der Häutung: I. Die Cylinderzellen des Rete Malpighii vermehren sich; seine bis dahin vorhandenen Zellen schließen sich der lockeren Hornschicht an (S. 1107). II. Aus den oberen der neugebildeten Zellen differenzieren sich folgende Schichten: das *Stratum granulorum*, ausgezeichnet durch den Mangel an Kernen und den Besitz glänzender, aber nicht aus Fett bestehender Körnchen (S. 1108—1101), das *Stratum lucidum* mit gezähnten Zellen, die sich weiterhin in das *Stratum granulorum* umwandeln, und das *Stratum glandulare*, einer Schicht großer Zellen mit schleimartigem Inhalt, die, nur auf der Oberseite der Schuppen vorhanden, nach TODARO

<sup>1</sup> Der Inhalt der Klammer ist von mir hinzugefügt.

eine große Rolle bei der Häutung spielen (s. u.). Zweite Periode: I. Das Stratum glandulare degeneriert schleimig (!) und führt so zu einer Ablösung der Häutungsschicht auf der Oberseite der Schuppen (S. 1116). II. Unterdessen vertrocknen die unteren der neugebildeten Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht, das Protoplasma in der Rindenschicht der Zelle erscheint dunkel und senkrecht zur Oberfläche der Zellen gestreift; die Zellen spalten sich in zwei vertikale Lamellen und liefern im weiteren Verlauf die Hornschicht der neuen Generation (S. 1113—1116). Eine Ausnahme von dieser Verhornung machen die oberflächlichen Zellen: der Teil des Protoplasmas oberhalb der centralen Spalte der Zelle (!) liefert die Skulpturenschicht; der untere Teil (!) oder die unmittelbar nach innen folgenden Zellen bilden die Schicht der polygonalen Zellen. Dritte Periode: Zur Zeit, in welcher auf der Oberseite der Schuppen die alte Generation sich löst, ist auf der Unterseite eine neue Generation vorgebildet. Die Ablösung geschieht hier beim Fehlen eines Stratum glandulare so, daß das Stratum lucidum sich anfangs mächtig entwickelt, dann schrumpft (S. 1120—1121).

Ehe wir TODARO verlassen, ein paar Worte zur Kritik seiner Angaben. Der bei Reptilien äußerst unwahrscheinliche Verschleimungsvorgang ist von keinem andern Autor beobachtet worden; das Stratum glandulare kann nichts andres sein nach einem Vergleich mit CARTIERS und MAURERS Figuren als die Anlage des neuen Oberhäutchens. Eigenartig ist auch die Annahme, daß auf der Oberfläche der Schuppe andre Faktoren die Häutung bewirken sollen als auf der Unterseite.

BATELLI (1880) schließt sich in der Einteilung der Schichten an TODARO und KERBERT an; bemerkenswert ist, daß nach ihm alle Zellen der Schleimschicht »Riffzellen« sind,

BLANCHARD (1880) teilt ähnlich ein; auch er glaubt, daß die »couche des sculptures« zelliger Natur sei,

LWOFF (1885, S. 318) sieht keinen Grund, eine Epitrichialschicht bei ausgewachsenen Reptilien (Krokodilen) von der Hornschicht zu sondern.

WOLFF dagegen (1889, S. 576) findet bei Eidechsen außer der Epitrichialschicht eine zarte, echte Cuticula, die bei Embryonen nach außen völlig glatt ist, bei Erwachsenen die zackige Skulptur der Schuppenoberfläche hervorbringen soll.

Eine ausführliche Arbeit über die Haut der Schlangen — Eidechsen werden nur ganz nebenher erwähnt — verdanken wir FICALBI (1888). Seine Einteilung der Epidermis ist folgende (S 270):

## 1) Hornschicht:

a. Strato corneo superiore:

α) Pellicola epidermica,

β) Corpo dello strato corneo superiore.

b. Spazio corneo rilassato et lacunario intermediario;

c. Strato corneo inferiore:

d. Strato intermedio.

## 2) Strato Malpighii.

In betreff der Pellicola epidermica kommt FICALBI zum Ergebnis, daß ein Oberhäutchen nicht bei allen Reptilien vorhanden sei; dort, wo es fehlt, ist die äußerste Schicht der Epidermis von abgeplatteten polygonalen, verhornten Zellen gebildet, die gradatim in die tiefer liegende Hornschicht übergehen. Das Oberhäutchen erinnere anatomisch an eine Cuticula, wenn es auch keine solche sei gemäß seiner Entstehung durch Verschmelzung zelliger Elemente; die auf ihm vorhandenen Skulpturen dagegen könnten als Cuticularbildungen betrachtet werden (S. 266—267).

Nach MAURER (1895, S. 233 u. f.) stellt die basale Zellenlage der Epidermis eine Matrix dar, die durch Teilung oberflächliche Zelllagen hervorgehen läßt. Ist eine gewisse Anzahl solcher Lagen gebildet, dann hört der Vermehrungsprozeß auf, um nach kurzem wieder einzusetzen. Die gebildeten Lagen verhornen. Eine solche auf einmal gebildete Schicht heißt Epidermisgeneration. Es können gleichzeitig drei Epidermisgenerationen in verschiedenen Zuständen ihrer Entwicklung übereinander gelagert sein. Jede Epidermisgeneration läßt eine Grundsicht aus vielen Lagen abgeplatteter verhornter Zellen und eine Deckschicht, das Oberhäutchen, erkennen. Demnach zeigt die Epidermis zur Zeit der Häutung folgende Schichten:

## 1) Erste Epidermisgeneration:

a. Oberhäutchen,

b. Grundsicht oder Stratum corneum,

[c. intermediäre Schicht].

## 2) Zweite Epidermisgeneration:

a. Oberhäutchen,

b. Grundsicht,

[c. intermediäre Schicht].

## 3) MALPIGHISCHE Schicht oder Stratum profundum (plasmaticum).

Der Verhornungsprozeß vollzieht sich in dem Oberhäutchen und der Grundsicht in verschiedener Weise. Das Oberhäutchen, welches bei der Bildung einer neuen Epidermisgeneration zuerst angelegt

wird, besteht aus sehr großen hellen Zellen (S. 202); diese lassen in ihren der freien Oberfläche zugekehrten Teilen eine feine senkrechte Strichelung als Struktur ihres Plasmakörpers erkennen; häufig ist über dem gestrichelten Teil ein feiner, stark lichtbrechender, durchaus homogener Saum zu erkennen (S. 208). In der älteren Epidermisgeneration sind die Zellen des Oberhäutchens niedriger und homogener geworden und decken sich, schräg umgelegt, wie dachziegelförmige Schüppchen. Sie sind durch einen feinen, über die freie Oberfläche hinziehenden Saum miteinander verbunden. Dieser homogene Saum entspricht dem oberflächlichsten homogenen Teil einer Epidermiscuticula bei Amphibien und Fischen; die geschilderte Strichelung ist das Homologon ihres tieferen Abschnittes (S. 209—210). Eine Körnchenbildung tritt in den Zellen des Oberhäutchens nicht auf (S. 234). Beim Verhornungsprozeß der Zellen der Grundschicht treten um den Kern reichlich kleine helle Körnchen auf; ihr peripheres Plasma ist dunkel, fein granuliert und wird unmittelbar in Hornsubstanz übergeführt; die centralen Körnchen, die sich längere Zeit mit dem Kern halten, schwinden mit ihm im Verhornungsprozeß, der von der Peripherie nach der Mitte der einzelnen Zelle fortschreitet. Dabei treten die Zellen in so feste Verbindung, daß sie eine einheitliche, feste Hornlamelle bilden. Die unterste Lage des Stratum corneum, intermediäre Schicht genannt (s. Schichtenfolge), verhält sich nun derart, daß in dem Plasmakörper Körner auftreten, es aber nicht zu einem Verhornungsprozeß in der Peripherie der Zelle kommt, sondern die ganzen Zellen eintrocknen; in dieser Schicht erfolgt die Ablösung der oberflächlichen Epidermisgeneration (S. 235). Die erwähnten Körnchen färben sich nicht wie die Keratohyalinkörner der Säugetierepidermis mit Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin dunkelviolett, sondern bleiben hell, etwa wie die Talgkörner in den Talgdrüsen der Säugetierepidermis, mit denen MAURERS sie verwandt hält (S. 209).

OSAWA (1896, S. 572) unterscheidet in der Haut der *Hatteria*:

- 1) Stratum corneum,
- 2) Stratum intermedium,
- 3) Stratum mucosum.

Ein Stratum epitrichiale und granulosum fehlen (S. 574). TODAROS Strato interno della pellicola epidermica gehört nach OSAWA zum Stratum corneum oder intermedium (S. 573, 574). Die letzte Schicht besteht aus Zellen, die im Profil abgeplattet und mit strichförmigen Kernen versehen sind, während sie in der Flächenansicht eine polygonale, fein granuliert und gezähnelte Form mit deutlichen

runden Kernen aufweisen (S. 575). Alle Zellen des Stratum Malpighii sind allseits gezähnt.

A. HAASE (1900, S. 26) stellte fest, daß die Cuticularhaare auf den Haftlappen der Geckotiden Rifffortsätze von Zellen sind, die sich vergrößern durch Ausscheidung der unteren der beiden, an der Grenze zweier Epidermisgenerationen gelegenen Reihen großer Zellen, die sie verbinden.

Auch H. R. SCHMIDT (1904, S. 16) fand, daß die Haftborsten in ihren ersten Anfängen Protoplasmabrücken darstellen, an deren Bildung sich aber beide Zellreihen beteiligen sollen.

TÖLG (1905, S. 133 u. f.) unterscheidet in der Epidermis der Eidechsen:

- 1) Stratum corneum, das nach außen durch ein feines, aus dachziegelig sich deckenden Hornschüppchen bestehendes Stratum terminativum abgeschlossen wird, und in ein Stratum corneum compactum und Str. c. relaxatum zerfällt.
- 2) Stratum granulosum.
- 3) Stratum Malpighii.

In den aus der Cylinderzellenschicht des Stratum Malpighii hervorgegangenen, bereits plattgedrückten, plasmatischen Zellen treten als Beginn der Verhornung feine Keratohyalinkörner auf, die in dem folgenden Stratum granulosum oder intermedium besonders deutlich werden. Hier setzt auch gleichzeitig der Verhornungsprozeß in der Peripherie der Zellen ein. Das Stratum granulosum ist als der tiefste, in der Verhornung zurückgebliebene Teil des Stratum corneum zu betrachten. Das Stratum corneum relaxatum besteht aus nicht vollständig verhornten Zellen mit einem dunklen peripheren und einem hellen centralen Teil, das Str. c. compactum aus einer scheinbar homogenen Lage.

TÖLG konnte bei den von ihm untersuchten Formen (*Lacerta*, *Acanthodactylus*, *Liolaemus*, *Blanus*, *Tachydromus*, *Agama*) eine besondere Schicht von Zellen als Anlage der Grenzschicht mit einer von den übrigen Zellen abweichenden Art der Verhornung nicht unterscheiden; nach ihm soll die charakteristische Schichtung lediglich auf der periodischen Heranbildung und einem verschiedenen Grade der Verhornung seine Erklärung finden. TÖLG fand immer nur eine Epidermisgeneration unter der abzuwerfenden ausgebildet.

Die Epidermis auf der Oberseite der Schuppe.

Wir untersuchen zunächst die Epidermis auf der freien Oberfläche der Schuppe, weil sie hier ihre größte Dicke erreicht und die schärfste

Sonderung der Schichten aufweist. Vornehmlich betrachten wir Kopfschuppen, deren Hornschicht mächtiger entwickelt ist als diejenige der Rumpfschuppen.

Fig. 7, Taf. XXII stellt einen Querschnitt der Epidermis von der Oberseite einer Kopfschuppe dar auf einem Stadium, das sich der Häutung nähert. Zunächst gilt es, sich über die Abgrenzung der Epidermisgenerationen klar zu werden, Man könnte nämlich in Zweifel geraten, ob die Grenze der alten und der in Bildung begriffenen Generation zwischen *a* und *b* oder zwischen *b* und *o* anzusetzen ist: an beiden Stellen kann man in den Präparaten ein deutliches und geradliniges Abheben der Schichten beobachten. Da aber die eigenartige Schicht *o* nach einem Vergleich mit MAURERS Figuren (1895, Tab. VII, Fig. 5) unzweifelhaft als die Anlage des Oberhäutchens der neuen Epidermisgeneration zu betrachten ist, muß man die Grenze der beiden Epidermisgenerationen zwischen *o* und *b* legen. Es bleibt nun noch übrig, die Bedeutung des manchmal sehr gut ausgebildeten Spaltes (s. Fig. 7, Taf. XXII) zwischen *a* und *b* zu erklären; er entsteht durch das außergewöhnlich scharfe Absetzen von fester (*a*) und lockerer (*b*) Hornschicht. Ein solches Verhalten ist auch von früheren Beobachtern festgestellt, wie aus den Fig. 10, Tab. III bei CARTIER (1874), Fig. 32, Tab. X bei TODARO (1878), Fig. 3, Tab. VI bei FICALBI (1888) hervorgeht, Demnach reicht die erste Epidermisgeneration (*G. I.*) bis *o*; dann folgt die in Bildung begriffene (*G. II.*) und zu unterst das Stratum Malpighii (*Str.M.*). Ich habe wie auch TÖLG entgegen MAURER immer nur zwei, nie drei Epidermisgenerationen übereinander liegend gefunden, nämlich die bei der nächsten Häutung abzuwerfende und die in Bildung begriffene, und ich glaube, daß die in der Fig. 3, Tab. VII bei MAURER (1895) bezeichnete Schicht  $o_1$  bei der ersten Häutung mit abgeworfen wird. Jedenfalls ist es sehr eigentümlich, daß das zu dieser angeblichen Epidermisgeneration gehörige »Oberhäutchen«  $o_1$  viel dünner ist als das der ältesten Generation  $o_2$ . Die Entwicklung des Oberhäutchens aber ist durch ein ständiges Abnehmen seiner Dicke ausgezeichnet, und es ist bei dem Verhornungszustand des Oberhäutchens schwer vorzustellen, wie es zuletzt wieder an Dicke zunehmen soll. Ich will hier aber nicht unerwähnt lassen, daß auch KERBERT (1876, Tab. XIX, Fig. 16) drei übereinander liegende Epidermisgenerationen beobachtete.

Das Stratum Malpighii (*Str.M.*, Fig. 7, Taf. XXII, Fig. 9, 11, und insbesondere 12, Taf. XXIII), die Keimschicht, welche durch mitotische Vermehrung ihrer Zellen das Material für die periodisch gebildeten Generationen liefert, besteht auf dem vorliegenden Stadium aus zwei bis

drei Zelllagen. In der untersten von diesen, der Cylinderzellenschicht der Autoren, ist der größte Durchmesser der Zellen senkrecht zur Oberfläche der Haut gerichtet; die Zellen in den folgenden Lagen, den plasmatischen Zellen TÖLGS, sind zunächst mehr isodiametrisch, die obersten schon merklich parallel zur Oberfläche der Haut abgeflacht. Räumlich stellen sich nach dieser Ansicht des Schnittbildes die besprochenen Zellformen als prismatisch, kugelig-polyedrisch und etwa linsenförmig dar. Eine deutliche, vom Zellinhalt scharf abgesetzte Wand besitzen die Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht (Fig. 12, Taf. XXIII) nicht; höchstens kann man hier und da eine dichtere, nach innen aber allmählich in das Cytoplasma übergehende Wandzone, den Beginn einer Exoplasmabildung, unterscheiden. Die vor allem in der menschlichen Epidermis viel untersuchten Plasmafasern, die STUDNIČKA (1909) mit Recht unter den allgemeineren Begriff der Tonofibrillen einordnet, konnte ich im Zellplasma nicht feststellen; dasselbe machte bei starken Vergrößerungen einen körnig-wabigen Eindruck. Indessen verdient hier hervorgehoben zu werden, daß KRAUSS bei einer Anzahl von Eidechsen (1906, S. 337 *Agama*; S. 338 *Hatteria*; S. 341 *Lacerta*, *Platydactylus*; S. 343 *Chamaeleo*) und auch beim Alligator (S. 343) Plasmafasern beobachtete; sie sollen meist sehr fein sein. Möglicherweise hängt diese schwache Entwicklung der Tonofibrillen damit zusammen, daß sie in der starren Haut der Reptilien nicht die mechanische Bedeutung wie in der menschlichen Epidermis besitzen, wo ein hochentwickeltes Fasernetz vorhanden ist (vgl. z. B. KROMAYER 1892, Tab. VII, Fig. 1, 2); sie scheinen indessen in der ganzen Wirbeltierreihe vorhanden zu sein (vgl. STUDNIČKA, 1909). Die Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht sind durch deutliche Lücken (*Il.*, Fig. 12, Taf. XXIII) getrennt, die in regelmäßigen Abständen von Zellbrücken (*Zb.*) durchsetzt werden; Knötchen in der Mitte der Zellbrücken sah ich nicht. Dort, wo Tonofibrillen nachgewiesen sind, stellen die Brücken geradezu die Fortsetzungen der Fibrillen im Zellinnern dar (WEIDENREICH, 1900, S. 189). Die Zelllücken sind am breitesten in der Cylinderzellenschicht; in den folgenden Lagen des Stratum Malpighii werden sie zunehmend enger und entsprechend verkürzen sich die Brücken. Die Kerne (*K.*) der Zellen sind groß, in ihrer Form diesen angepaßt und chromatinarm; die chromatischen Bestandteile, kleine, spärlich vorhandene Körnchen, sind meist der Kernwandung angeschmiegt. Bei Eisenhämatoxylinfärbung tritt der central gelegene, kugelige Nucleolus (*N.*) scharf hervor. Mitosen konnte ich in der MALPIGHI schen Schicht mehrfach beobachten; die Teilungsebene zwischen den Tochterzellen verläuft nicht immer

parallel oder schräg zur Hautoberfläche, sondern manchmal senkrecht dazu, so daß eine neue Zelle in der Höhe derselben Schicht eingeschaltet wird und beim Heranwachsen der Tochterzellen ein seitlich wirkender Druck entstehen muß; wir kommen hierauf nochmals zu sprechen.

Die Beziehungen der Cylinderzellen zur Cutis sind in dem Abschnitt: Subepidermoidale Schicht auseinandergesetzt (S. 687).

Bei der Doppelfärbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G nimmt das Plasma der Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht meist einen bläulichen Ton an (Fig. 8, Taf. XXII und Fig. 9, Taf. XXIII), nur bei starker Überfärbung mit Orange G speichert es diesen Farbstoff gleich den übrigen Lagen der Epidermis (Fig. 7, Taf. XXII).

Die in Bildung begriffene Epidermisgeneration (*G.II.*) besteht aus der Hornschicht (*c.*) und dem Oberhäutchen (*o.*) (Fig. 7, 8, 9, Taf. XXII, Fig. 11, Taf. XXIII). Die Hornschicht ist sehr scharf gegen das Oberhäutchen, weniger gut gegen die Keimschicht abgesetzt. Am besten konnte ich diese letzte Grenze an Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure- und an Boraxkarmin-Wasserblaupräparaten beobachten. Im letzten Falle zeigt diese Schicht eine auffällige Anziehungskraft für Wasserblau und hebt sich dadurch von den übrigen nur leicht bläulich oder rötlich gefärbten Lagen gut ab (s. Fig. 11, Taf. XXIII). Die Zellen der Hornschicht erscheinen im Schnitt spindelförmig mit etwas durch den Kern aufgetriebener Mitte (Fig. 7, Taf. XXII, Fig. 11, 13, Taf. XXIII), in der Aufsicht (Fig. 24) polygonal (s. S. 665); man muß sie sich daher als etwa linsenförmige, am Rande aber durch gegenseitigen Druck vieleckige Gebilde vorstellen.

Wenn auch die Form der Zellen dieser Schicht wesentlich die gleiche bleibt, so zeigen sie im Verhalten des Cytoplasmas Unterschiede, die durch den allmählich fortschreitenden Verhornungsprozeß bedingt sind, der morphologisch durch eine ausgesprochene Exoplasmabildung (im Sinne STUDNICKAS) eingeleitet wird. In den an die MALPIGHISCHE Schicht angrenzenden untersten Zelllagen hat der größte Teil des Cytoplasmas die Beschaffenheit wie in den Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht unverändert beibehalten; nur in der Peripherie der Zelle ist eine verdichtete Rinde, ein Exoplasma, entstanden. Diese exoplasmatische Schicht hat in den untersten Zellen nur die Stärke einer dicken Zellwand; sie ist dunkler gefärbt als das übrige Cytoplasma und läßt radial zur Zelle gestellte, kurze, von Eisenhämatoxylin leicht geschwärzte Strichlein erkennen, die in irgend einer Beziehung zu den Zellbrücken bzw. den in ihnen verlaufenden Tonofibrillen stehen müssen, eine auch

von früheren Autoren (CARTIER 1874, Tab. III, Fig. 10, TODARO 1878, Tab. X, Fig. 32—34) beobachtete Erscheinung. Dieses Exoplasma ist in der Mitte der Zelle am stärksten entwickelt und nimmt nach dem verjüngten Rand etwas an Dicke ab. Es ist zu vergleichen zwei mit ihrer Konkavität aufeinander gelegten Uhrgläsern, die den Rest der Zelle einschließen. Sehr bald ändert sich dieser Zustand, indem auf Kosten des unverändert gebliebenen Cytoplasmas — als Endoplasma können wir es bezeichnen — die Menge des Exoplasmas zunimmt; die schwärzlichen Strukturen in ihm sind schwerer zu erkennen. Fig. 13, Taf. XXIII stellt diesen Zustand dar: *Ex.* ist das Exoplasma, *En.* das Endoplasma. Dieser Prozeß schreitet nun weiter fort; schließlich ist das Endoplasma bis auf eine geringe, den Kern umgebende Menge und eine feine Platte geschwunden, welche die beiden »Uhrgläser« trennt, die sich fast bis zur Ausfüllung der von ihnen umschlossenen Höhlung verdickt haben. Das um den Kern gelegene Endoplasma schrumpft sehr leicht, so daß es zu einer Höhle kommt, innerhalb deren der Kern liegt; solche Kernhöhlen sind auch schon auf frühen Stadien der Exoplasma-bildung zu sehen (*Kh.*, Fig. 13, Taf. XXIII). Der Spalt zwischen den beiden Hornschalen spielt eine Rolle bei dem Aufblättern der (fertigen) lockeren Hornschicht in ihre Lamellen.

Irgendwelche Granula sind im Protoplasma der Zellen dieser Schicht in diesem Stadium nicht zu beobachten.

Die Kerne (*K.*, Fig. 13, Taf. XXIII) der Zellen der Hornschicht erscheinen auf Schnitten entsprechend der Zellform in die Länge gestreckt, parallel zur Oberfläche der Haut abgeflacht, in der Aufsicht (Fig. 24, Taf. XXIII) sind sie kreisförmig, müssen demnach insgesamt als scheibenförmig angesprochen werden. Deutlich ist in ihrer Mitte der kugelige Nucleolus (*N.*, Fig. 13, Taf. XXIII) wahrzunehmen. Abgesehen von ihrer Form unterscheiden sie sich in nichts von denjenigen der MALPIGHISCHEN Schicht.

Intercellularbrücken sind höchstens im unteren Teil der Hornschicht unsicher wahrzunehmen. Die Lücken zwischen den Zellen sind hier noch ziemlich weit. Mehr nach oben werden die Lücken enger, verschwinden aber nie ganz; Zellbrücken dagegen fehlen. Immer kann man beobachten, daß die außerordentlich scharfen, harten Konturen der Zellen sich nicht unmittelbar berühren, sondern daß ein spaltartiger Raum (*Sp.*, Fig. 7, Taf. XXII) frei bleibt. Zu entscheiden, ob dieser wirklich leer oder von einer Kittmasse erfüllt ist, hält schwer bei meinen ziemlich dicken Schnitten und dem Mangel einer den Kitt differenziert darstellenden Färbung. Dort, wo die Zellen durch die

Wirkung des Mikrotommessers auseinander gewichen sind, erscheinen die in Rede stehenden Spalten künstlich vergrößert; vergeblich habe ich mich hier bemüht, mit Sicherheit die Kittmassen zu erkennen. Aber ihre Existenz wird sehr wahrscheinlich durch die Überlegung, daß die Zellen wohl schwerlich später eine so kompakte Masse wie die feste Hornschicht bilden könnten, wenn sie, nur lose übereinander geschichtet, nicht durch einen Cement verbunden wären. Auch berichtet STUDNIČKA (1909, S. 154), daß bei den Hufanlagen von *Bos* und *Equus* die Zelllücken im Stratum granulosum durch besondere, aus der Zelle ausgeschiedene Stoffe ganz erfüllt werden. Ähnliches beobachtete nach dem zitierten Autor beim gleichen Objekt RENAUT.

Ehe wir die in Bildung begriffene Hornschicht verlassen, sei hervor gehoben, daß der Verhornungsprozeß sich in seinen vorbereitenden Stadien als eine Exoplasmabildung (im Sinne von STUDNIČKA) darstellt, die von der Peripherie nach dem Zellinnern auf Kosten des Endoplasmas fortschreitet. Der Anteil einer Epidermiszelle, welcher verhornt, ist bei den Reptilien unstreitig größer als bei den Säugetieren, etwa beim Menschen, wo nach UNNA und WEIDENREICH (1900, S. 214) die Hornsubstanz der Hornzellen nur auf die »Membran« beschränkt ist (vgl. auch STUDNIČKA 1909, S. 170); dagegen erscheint die Bildung der Tonofibrillen bei den Reptilien schwächer entwickelt.

Das Oberhäutchen der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration (*o*, Fig. 7, 8, Taf. XXII, Fig. 11, 14, Taf. XXIII) ist beiderseits scharf und geradlinig gegen die benachbarten Schichten abge sondert und hebt sich auch durch seine Färbung auffällig von ihnen ab. Bei der Doppelfärbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G ist die Hornschicht orange, das Oberhäutchen bläulich gefärbt (Fig. 8, Taf. XXII, Fig. 9, Taf. XXIII); in Boraxkarmin-Wasserblaupräparaten nimmt es einen leichten rötlich-blauen Ton an (Fig. 11, Taf. XXIII).

Das Oberhäutchen ist eine gleichmäßig dicke, aus einer einzigen Lage von Zellen bestehende Schicht. Sie sind im Querschnitt höher als die der Hornschicht an ihrer dicksten Stelle. Die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist nur hier und da kenntlich; schon jetzt ist augenscheinlich eine innige seitliche Verbindung der Zellen eingetreten. Die Kerne (*K.*, Fig. 14, Taf. XXIII) liegen in regelmäßigen Abständen voneinander dicht der Basis des Oberhäutchens an, sind noch stärker abgeflacht als die der in Bildung begriffenen Hornschicht, dementsprechend im Querschnitt noch etwas länger; im übrigen aber verhalten sie sich diesen gleich, besitzen einen kugeligen, central gelegenen Nucleolus (*N.*) und spärliche chromatische Bestandteile.

Eine Exoplasmabildung in der Art, wie wir sie bei der Hornschicht geschildert haben, fehlt dem Oberhäutchen vollkommen. Schon durch die Art seiner Färbung, die derjenigen der Keimschicht ähnelt (Fig. 9, 11, Taf. XXIII), zeigt es an, daß seine Zellen ein ursprünglicheres Verhalten bewahrt haben. Ihr Protoplasma ist gleichmäßig feinkörnig, ohne irgendwelche Granula und zeigt die Neigung, senkrecht zur Fläche des Oberhäutchens aufzublättern, erscheint auch manchmal in dieser Richtung fein gestreift. Diese letzten Umstände hängen wohl eng mit dem an der äußeren Seite des Oberhäutchens vorhandenen »gestrichelten Saum« zusammen. Es handelt sich um die von MAURER geschilderten und phyletisch gedeuteten Verhältnisse (s. o.), die aber auch früheren Beobachtern nicht entgangen waren (CARTIER 1874, Tab. III, Fig. 8). Betrachtet man den Saum (S. Fig. 14, Taf. XXIII) genau bei starken Vergrößerungen (Apochromat 2 mm und Komp.-Ocular 8), so läßt sich feststellen, daß die Strichelung dadurch hervorgerufen wird, daß das körnige Protoplasma sich durch den hellen Grenzsaum als feine Fädchen (auf dem Querschnitt zum wenigsten) hindurchsetzt; möglich ist es ja auch hier, daß die »Deckplatte« einen lamellosen Bau besitzt wie STUDNIČKA (1909) für verschiedene Wirbeltiere nachgewiesen hat. Den Namen einer Cuticula verdient diese Bildung natürlich nicht; als eine solche könnte nur der feine homogene Saum angesprochen werden, den MAURER (1895) über der geschilderten Strichelung bei *Lacerta* sah; er wäre der WOLFFschen Cuticula (1889) vergleichbar, die bei *Amphioxus*, *Petromyzon*, *Myxine*, Anurenlarven nachgewiesen ist, bei der es aber noch zweifelhaft ist, ob sie eine einfache Ausscheidung der Zellen, eine echte Cuticula, wie WOLFF annahm, oder extracelluläres, auf eigentümliche Weise entartetes Exoplasma ist (STUDNIČKA 1909, S. 231). Ich habe etwas derartiges bei *Voeltzkowia* nicht sehen können.

Ob man diese in mitten der Epidermis entstehende »cuticulare« Struktur in eine Reihe mit den nur auf der Hautoberfläche vorhandenen Bildungen bei Amphibien und Fischen setzen darf, wie MAURER will (s. o.), erscheint mir zweifelhaft; ich möchte es lieber als eine in Anpassung an den Häutungsprozeß erworbene Neubildung ansehen. Dafür spricht auch, daß sie bei Formen, denen eine Häutung fehlt, nicht ausgebildet wird (s. LWOFF, S. 656). Ob bei ihrer Entstehung die Zellbrücken eine Rolle spielen, wie bei den Cuticularhaaren, wage ich nicht zu behaupten; jedenfalls ist der gestrichelte Saum ein Teil der Zelle selbst. Als »Deckplatten«struktur gedeutet, verursacht sein Auftreten im Innern der Epidermis vom

Standpunkt der Exoplasmalehre keine Schwierigkeiten. Hier ist ein eigenartiges und prägnantes Beispiel für die Neubildung cuticularer Oberflächenstrukturen gegeben, deren Möglichkeit von manchen Autoren bezweifelt worden war. MAURER (1895, S. 44) beobachtete eine Regeneration des gestreiften Epidermissaumes bei *Petromyzon* und deutet den Vorgang so, daß an der Stelle, die beim Ablösen der oberflächlichen Zellen freigelegt wurde, durch das Abreißen der die Intercellularsubstanz durchsetzenden Plasmafäden flüssiges Plasma durch die Interellularstruktur zur nunmehr freien Oberfläche durchdringt und hier zu einer homogenen Cuticula erstarrt, während der Rest der Interellularstruktur den gestrichelten Saum bildet. STUDNIČKA glaubte früher (1899, S. 47), daß die Fädchen, welche die Interellularstruktur bauen halfen, die neue Deckplatte bilden, nachdem sie sich von der unteren Fläche der absterbenden oberen Zelle lösten; neuestens aber beobachtete dieser Forscher (1909, S. 67), daß die neue Deckplatte im Protoplasma der Zellen, als eine den oberen Pol der Zelle einnehmende Rindenschicht, als ein wirkliches Exoplasma, entsteht.

Die Deutung des vielumstrittenen Oberhäutchens der Eidechsen muß sich nach den vorliegenden genetischen Befunden folgendermaßen gestalten. Das Oberhäutchen ist eine einzige Lage von Zellen, die sich durch eine abweichende Art der Verhornung von allen übrigen der Epidermisgeneration auszeichnet. Seine freie Oberfläche besitzt einen gestrichelten Saum, eine Deckplattenstruktur (Wirbeltiercuticula), die noch von der WOLFFSchen Cuticula überzogen sein kann. Die Skulpturen der Cuticula sind protoplasmatische, später verhornende Gebilde, wie für die größten unter ihnen, die Sinneshaare und die Haare an den Haftlappen der Geckotiden, nachgewiesen wurde (TODARO, A. HAASE, H. R. SCHMIDT). Das Oberhäutchen mit seinem gestrichelten Saum ist nicht bei allen Reptilien vorhanden und erscheint mir als eine mit der Häutung erworbene Neubildung.

Wir besprechen nun die bei der in Aussicht stehenden Häutung abzuwerfende ältere Epidermisgeneration (*G.I.* Fig. 7, 8, Taf. XXII, Fig. 9, 11, Taf. XXIII). Wir haben schon erwähnt, daß sie an einigen Stellen noch fest mit dem Oberhäutchen der jüngeren Generation zusammenhängt, an andern sich schon gelöst und wie sie selbst fast durchgehend in die feste und lockere Hornschicht (*a* und *b* der genannten Figuren) sich gespalten hat, oder wie man sie vielleicht besser nach dem Vorgang von FICALBI (1888, S. 270) bezeichnen würde, in die obere und untere Lage der Hornschicht; denn auch die untere Lage kann ziemliche Festigkeit aufweisen.

Die untere Lage der Hornschicht *b* ist wesentlich dünner als die obere, etwa nur halb so dick; sie zerfällt ihrerseits wiederum in zwei Schichten, eine weniger starke obere ( $\delta$ , Fig. 7, Taf. XXII; Fig. 15, Taf. XXIII) und eine dickere untere ( $\epsilon$ ). Die obere einzig verdient bei *Voeltzkowia* den Namen *lockeres Stratum corneum*: sie besteht aus feinen Hornlamellen, die sich oft voneinander abgehoben haben, sei es so, daß die Lamellen sich vollständig getrennt haben oder daß sie zu dünneren Platten miteinander verklebt sind (Fig. 15, Taf. XXIII); zweckmäßig kann man die so geschaffenen Spalträume als *Interlamellarräume* bezeichnen, einen Ausdruck, den ich von WEIDENREICH (1901) übernehme. Häufig aber auch fehlen die *Interlamellarräume* ( $\delta$ , Fig. 7, Taf. XXII), und die Schicht macht alsdann einen festeren Eindruck vor allem an ihrem oberen, meist sich stärker färbenden Rand. Von Zellgrenzen ist in dieser Lage natürlich nichts mehr zu sehen: die Zellen, die wir uns ursprünglich denen der in Bildung begriffenen Generation ähnlich vorstellen müssen, haben sich meist in die zwei anfänglich durch eine dünne Endoplasmalage verbundenen Hornschalen getrennt, deren Dicke durch die zunehmende Austrocknung abgenommen hat. Indem nun Verklebungen eingetreten sind, wie sie in viel stärkerem Grade in der oberen Hornlage Platz greifen, hat sich der geschilderte Bau gestaltet. Von Kernen ist in dieser Schicht nichts wahrzunehmen. Es sei noch erwähnt, daß die Zone bei FICALBI (1888, S. 270) einen eignen Namen führt und als »Spazio corneo rilassato e lacunare« bezeichnet ist; FICALBI charakterisiert sie folgendermaßen: »costituito di fascetti disgregabili di cellule cornee, riunienti strato corneo superiore e inferiore«.

Die zweite Lage der unteren Hornschicht ( $\epsilon$ , Fig. 7, Taf. XXII, Fig. 15, Taf. XXIII) ist färberisch eine der auffallendsten der ganzen Epidermis und macht sich dadurch schon bei schwachen Vergrößerungen bemerkbar. Sie ist mehr oder minder dicht mit Granulationen erfüllt, die Boraxkarmin, Pikrokarmin, DELAFIELDS Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin intensiv speichern.

Die verschiedensten Untersucher der Eidechsenhaut erwähnen auffällige Körner in den Zellen und haben den betreffenden Lagen den Namen *Körnerschicht* gegeben. LEYDIG (s. S. 647) spricht von fettartigen Körnern, CARTIER (1874, S. 206) schildert bei *Lacerta* in der uns vorliegenden Schicht längliche, glänzende, dunkelrandige Körner, die sich leicht mit Osmiumsäure schwärzen. KERBERT (1876, S. 217) sah sie in den Zellen unmittelbar unter dem Oberhäutchen, versuchte aber vergeblich ihre fettige Natur nachzuweisen. TODARO (s. S. 649) schildert

das Entstehen der Körnerschicht beim Heranwachsen der neuen Epidermisgeneration, und zeigt, daß sie noch mit der alten abgeworfen wird. Auch MAURER (s. S. 652) beschreibt die Körnerlage und weist auf die Bedeutung für die Häutung hin, indem in dieser Schicht die Ablösung des oberflächlichen Stratum corneum erfolgt; er sieht in den Körnern ein fettartiges, dem Talg zu vergleichendes Hautexcret. Schließlich führt TÖLG (s. S. 653) die Körnchen als Keratohyalinkörner an und er scheint mir damit das Richtige getroffen zu haben.

Aus dem angeführten Verhalten der Körner bei *Voeltzkowia* gegen Farben geht (zum mindesten für *Voeltzkowia*) hervor, daß es sich nicht um Fett, sondern um Keratohyalin bzw. eines seiner Umbildungsprodukte (WEIDENREICH), Eleidin oder Pareleidin handelt, von denen das Eleidin nach Untersuchungen P. CILIANOS genuines Eiweiß, und zwar ein Albumin ist (Referat von SCHIEFFERDECKER 1909). Daß sich diese Körnchen mit Osmiumsäure schwärzen, spricht nicht dagegen, daß sie Keratohyalin sind; denn einmal ist nicht alles Fett, was sich mit Osmiumsäure schwärzt, wenn auch die Umkehrung dieses Satzes richtig ist; dann aber hat WEIDENREICH (1901, S. 618) den Nachweis erbracht, daß Pareleidin die Eigenschaft besitzt, die Osmiumsäure zu reduzieren, allerdings nach längerer Einwirkung, als dies bei Fett der Fall ist.

Wir können demnach die Körnerschicht auch als Keratohyalinschicht bezeichnen. Die Menge der Körner kann so reichlich sein, daß sie die Grundmasse, in die sie eingetragen sind, zum größten Teil verdecken (Fig. 7, Taf. XXII). Die Form der Körner ist zum Teil schollenartig mit zackigem Rand ( $\epsilon$ , Fig. 7, Taf. XXII) und zeigt dadurch ihre echte Keratohyalinnatur, zum Teil kugelig oder oval mit rundlichen Konturen, dem Zustand des flüssigen Eleidins sich nähernd. Ist ihre Anzahl nicht gar zu groß, so läßt sich eine bestimmte Verteilung erkennen ( $\epsilon$ , Fig. 15, Taf. XXIII): sie liegen in kurzen, perlschnurartigen Reihen angeordnet, derart, daß die größten Körner in der Mitte der Schnur liegen und, beiderseits ständig abnehmend, kleinere folgen und ferner die Reihen dem Umfang der Zellen entsprechen, Verhältnisse ähnlich denen, die WEIDENREICH (1909, S. 585) für das Eleidin in der Epidermis des Menschen schildert. Untersucht man das Verhalten des Eleidins in der Aufsicht — Fig. 16, Taf. XXIII gibt eine derartige Stelle einer Rumpfschuppe wieder —, so sieht man, daß es nicht unmittelbar um die Kerne herumliegt, sondern einen breiten hellen Hof um diese frei läßt. Die Form der Keratohyalinmassen ist hier bandartig verästelt.

Zellgrenzen sind in der Keratohyalinschicht nicht zu erkennen. Die Kerne liegen in einer einheitlichen Hornmasse; ihr Chromatin hat an Menge abgenommen, seine Färbbarkeit ist meist geringer geworden (*K.*, Fig. 16, Taf. XXIII), nur der Nucleolus (*N.*, Fig. 15, Taf. XXIII) oft noch deutlich sichtbar. Auf dem Schnitt erscheinen die Kerne parallel zur Hautoberfläche abgeflacht, in der Aufsicht rundlich, stellen sich demnach räumlich als Scheiben dar. Ihre Abplattung ist gewöhnlich geringer als bei denjenigen der in Bildung begriffenen Generation. Kernhöhlen fehlen.

Bevor die Haut abgeworfen wird, wandelt sich die Keratohyalinschicht in die lockere Hornschicht um (TODARO). Für die embryonale Schweinsklaue hat APOLANT (1901, S. 787) nachgewiesen, daß mit Keratohyalin reichlich versehene Zellen unter Schwinden der Körner einer enormen Abplattung unterliegen und zu dünnen verhornenden Gebilden werden können.

Die obere oder feste Lage der Hornschicht stellt eine kompakte Masse dar, an der von Struktur nur wenig zu sehen ist (*a*, Fig. 7, Taf. XXII, Fig. 25, Taf. XXIII). Sie zeigt an manchen Stellen eine feine, der Oberfläche parallel gehende Streifung, die ihre Zusammensetzung aus sehr dünnen Hornlagen verrät, und läßt auch vor allem im mittleren Teil (*β*, Fig. 7, Taf. XXII) die Andeutung einer Körnung erkennen, die vielleicht als Überbleibsel von Keratohyalinmassen aufzufassen ist. Gewöhnlich erscheint sie ganz homogen. Nach außen wird sie vom Oberhäutchen begrenzt, das die Hautoberfläche in glattem Kontur, zum wenigsten auf der freien Oberfläche der Schuppe abschließt. Es ist von bedeutend geringerer Mächtigkeit als das der in Bildung begriffenen Generation und längst nicht so deutlich von seiner Umgebung abgesetzt (*a*, Fig. 7, Taf. XXII); am besten tritt es noch bei starker Färbung mit Eisenhämatoxylin und Pikrinsäure hervor; sein oberster Saum (WOLFFSche Cuticula?) ist tiefschwarz, der Rest gelb. Oft auch erkennt man in ihm die Zellgrenzen, als kleine, in kurzem Abstand aufeinander folgende Strichlein, die ganz wenig distal geneigt sind.

Bei der Untersuchung der Oberseite einer Hornschuppe, die mit Silbernitrat behandelt wurde, erscheint sie mit »transversalen Skulpturen« bedeckt, einer äußerst feinen Zeichnung von Linien, die im allgemeinen in der Querrichtung der Schuppe, senkrecht zu ihrem cranio-caudalen Durchmesser, verlaufen und nur am proximalen und distalen Schuppenrand in der Anpassung an diesen bogig gekrümmt sind. Bei starken Vergrößerungen (Fig. 21, 22, Taf. XXIII) ergibt

sich, daß diese Querlinien hier und da durch kurze Linien untereinander verbunden sind, so daß in Wirklichkeit die ganze Oberfläche der Schuppe mit kleinen, von etwas welligen Konturen begrenzten Feldern überzogen ist. Die Form dieser Felder wechselt: an der Schuppenwurzel (Fig. 21) sind sie kürzer, aber in cranio-caudaler Richtung breiter als mehr distalwärts; hier werden sie bedeutend ausgedehnter in der Querrichtung der Schuppe, so daß dieser Durchmesser den andern um mehr als das Zehnfache übertreffen kann. Diese Formveränderung, welche sich noch im bedeckten Teil der Schuppenoberseite vollzieht, ist von einer Änderung in dem Bau der Begrenzungslinien begleitet. An den gedrungenen Feldern in der Nähe der Schuppenwurzel verlaufen sie ununterbrochen (Fig. 21); an den langen, schmalen Feldern stellen sie sich als Linien dar, die aus kleinen, durch die Silberwirkung tief geschwärzten Strichlein bestehen, welche durch kleine Zwischenräume von regelmäßiger Größe getrennt sind (Fig. 22); dieser Übergang vollzieht sich allmählich (s. unteren Teil der Fig. 21).

Mir scheint es zweifellos, daß es sich in diesen Skulpturen um Zellgrenzen handelt. FICALBI (1888, S. 252), der sich mit dieser Querskulptur besonders beschäftigt hat, glaubt diese Deutung nur für die an der Schuppenwurzel gelegenen Felder gelten lassen zu dürfen; mehr distalwärts sollen diese Skulpturen unabhängig von den Zellgrenzen auftreten; an seinem Objekt (*Tropidonotus*) konnte er die vollständige Umgrenzung der Felder nicht mehr feststellen, sondern die Linien erschienen vielfach unterbrochen, ähnliches wie es auch BLANCHARD darstellt. Bei den manchmal außerordentlich scharfen Bildern, welche die Silbernitratmethode liefert, kann es für *Voeltzkowia* sicher sein, daß die die Felder umgebenden Konturen geschlossen sind, und es liegt demnach kein Grund vor, eine verschiedene Ursache dieser gleichen Bildungen anzunehmen.

Wie sich aus Querschnitten ergibt, decken sich die großen Felder an der Schuppenwurzel etwas schuppenartig: ihr distaler Rand springt um ein geringes vor, so daß das Profil eine in ganz flachen Zähnen gesägte Linie darbietet, deren Spitzen caudalwärts schauen. FICALBI glaubt, daß dieses Querschnittsbild mit den gestrichelten Grenzen der Zellen zu vereinigen sei, derart, daß die Strichlein kleine, nach dem distalen Schuppenrand geneigte Erhebungen seien, die im Profil das beschriebene Bild darböten. Ich glaube nicht, daß diese beiden Strukturen etwas miteinander zu schaffen haben; denn auf der freien Oberfläche der Schuppe von *Voeltzkowia*, wo die gestrichelten Grenzen sehr gut ausgebildet sind, ist von einer schuppenartigen Deckung der Zellen des

Oberhäutcheus nichts zu bemerken, weder an Schnitten noch an einer geeignet gefalteten Schuppe. Ich halte dafür, daß die gestrichelten Grenzen irgendwie mit der Intercellularstruktur zusammenhängen.

An den geschilderten Silbernitratpräparaten sind bei tieferer Einstellung an manchen Stellen große polygonale Zellen sichtbar (Fig. 24, Taf. XXIII), in deren Protoplasma ein körniger Silber Niederschlag entstanden ist und deren Grenzen durch eine lokal verstärkte Bildung desselben sehr deutlich werden. Es sind die Zellen, welche TODARO zum Oberhäutchen gehörig annahm und als *cellule polygonale* bezeichnete. Wie schon FICALBI (1888, S. 249) dargetan hat, gehören die Zellen der Hornschicht an. An manchen Stellen nimmt man wahr, daß es sich nicht um eine einzige Lage von Zellen handelt, wie TODARO glaubte, sondern daß noch mehr ähnliche, die ersten Konturen durchkreuzende, vorhanden sind, die noch tiefer gelegenen Zellen angehören.

Da die bis jetzt gegebene Schilderung der Epidermis sich nur auf den mittleren Teil der Schuppenoberfläche bezog, bleibt noch zu erwähnen, daß nach der Schuppenwurzel und zum distalen Rand der Schuppe hin die Schichten eine allmähliche Verminderung ihrer Dicke erfahren (s. Fig. 8, Taf. XXII, Fig. 9, Taf. XXIII). An der Schuppenwurzel ist außerdem die Oberfläche der Epidermis nicht mehr geradlinig, sondern unregelmäßig gewellt; die dachziegelige Deckung der Zellen des Oberhäutcheus an dieser Stelle wurde schon vermerkt. Eine genauere Erwähnung verdienen die Verhältnisse am distalen Schuppenrand. Da das Wachstum auf der Oberseite der Epidermis eine viel stärkeres ist als das auf der Unterseite (s. u.), erscheinen die Schichten der Epidermis eine nach der andern weit über den distalen Schuppenrand vorgeschoben: so besteht der äußerste Rand nur aus der festen Hornschicht; dann folgt eine Zone, die einzig aus oberer und unterer Hornlage gebildet wird; die in Bildung begriffene Epidermisgeneration springt noch ein Stück weiter zurück, und ähnlich verhalten sich *Stratum Malpighii* und *Cutis* (Fig. 9, Taf. XXIII). So kommt es, daß durch die Häutung die Schuppe vorübergehend um ein gewisses Stück verkürzt ist, das durch Wachstum wieder ausgeglichen werden muß. Es muß also in der Epidermis der Schuppe eine caudalwärts gerichtete Wachstumstendenz bestehen; ihre Existenz ist auch durch das Vorhandensein von Mitosen mit parallel zur Hautoberfläche stehenden Spindeln und die eigenartig bogige Krümmung der Sinnesorgane (S., Fig. 8, Taf. XXII) gesichert.

Ehe wir die Oberseite der Schuppen verlassen, wollen wir noch einen Blick auf einen andern, von der Häutung fernen Zustand

der Epidermis werfen (Fig. 27, 28, Taf. XXIII; Rumpfschuppen). Es fehlt die in Bildung begriffene Generation II. Von der Generation I (*G.I.*) ist die obere Hornschicht und eine dünne Lage der unteren vorhanden; die Keratohyalinschicht ist noch nicht ausgebildet. Das Stratum Malpighii (*Str.M.*) besteht jetzt nur aus einer oder zwei Lagen von Zellen. Die Zelllücken sind sehr eng, so daß die Brücken nur als feine Punktierung an den Zellkonturen erscheinen.

Es verdient demnach hervorgehoben zu werden, daß beim Einsetzen einer Wachstumsperiode in der Epidermis der Bildung der neuen Epidermisgeneration die Vervollständigung der alten (Bildung der Ablösungszone, Keratohyalinschicht) vorausgeht.

### Die Epidermis auf der Unterseite der Schuppe.

Die Epidermis auf der Unterseite der Schuppen ist gegenüber derjenigen der Oberseite vor allem durch die wesentlich geringere Mächtigkeit und die undeutlichere Abgrenzung der Schichten ausgezeichnet. Ja nicht einmal alle Schichten der Oberseite kommen auf der Unterseite zur Ausbildung; dies gilt vom Oberhäutchen in seiner typischen Form; seine charakteristische Zellreihe fehlt hier der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration vollständig; sie hört auf der Oberseite der Schuppe am distalen Rand ziemlich unvermittelt auf (Fig. 9, Taf. XXIII).

Die Epidermis der Unterseite geht nicht unmittelbar, sondern erst nach einer eigenartigen Faltenbildung auf die Oberseite der gedeckten Schuppen über. An den Kopfschuppen ist entsprechend dem geringen Grad ihrer Deckung diese Faltenbildung weniger hervorspringend als an den Rumpfschuppen (s. Textfig. Z, S. 699); zunächst bekleidet die Epidermis cranialwärts verlaufend die Unterseite des freien Schuppenrandes (Strecke *a—b*), schlägt sich dann scharfwinkelig um und geht nach vorn (Strecke *b—c—d*), kehrt dann wieder nach hinten um und verläuft dicht angeschmiegt auf der Oberseite der gedeckten Schuppe (Strecke *d—e*), um in *e* unter scharfer Knickung auf diese überzutreten. Diese verschiedenen Abschnitte zeigen teilweise ein sehr abweichendes histologisches Verhalten.

Wir untersuchen zunächst die Strecke *a—c*. Das Stratum Malpighii, dessen der Ober- und Unterseite der Schuppe angehöriges Blatt im distalen Schuppenrand zu einer untrennbaren Schicht verschmolzen ist, läßt auf der Unterseite nur eine bis zwei Reihen von Kernen (*Str.M.*, Fig. 9, 10, Taf. XXIII) erkennen. Die in Bildung begriffene Epidermisgeneration (*G.II.*, Fig. 10, Taf. XXIII) ist viel weniger

entwickelt als die der Oberseite, der Verhornungsprozeß in ihr noch nicht wesentlich eingetreten. Die Zelllücken sind sehr eng und die Brücken (*Ib.*) nur als eine feine Punktierung kenntlich. Die ältere Generation (*G.I.*), die bei dem Mangel eines Oberhäutchens ohne scharfe Grenze mit der vorigen zusammenhängt, besteht aus einer dicken Keratohyalinschicht und einer sehr dünnen Hornlage. Die geringe Mächtigkeit der letzteren findet darin ihre Erklärung, daß die Zellen im Laufe des Verhornungsprozesses, dadurch daß dieser sich hier nur auf eine dünne periphere Zone der Zelle erstreckt, eine viel stärkere Abplattung erleiden als diejenigen der Oberfläche; so kann schon eine sehr dünne Hornlamelle aus einer Anzahl von Zelllagen hervorgehen. Am äußersten Schuppenrand zeigen die Zellen der festen Hornschicht eine dachziegelige Deckung ( $o_1$ , Fig. 9, Taf. XXIII), ähnlich der auf der Oberseite für die Zellen des Oberhäutchens der Schuppenwurzel beschriebenen. Fig. 25 u. 26, Taf. XXIII stellen diese Verhältnisse am äußersten Rand bzw. mehr cranialwärts bei starker Vergrößerung dar; an der ersten Abbildung sieht man deutlich den buchtig gesägten Rand auf der Unterseite; aus ihrem Vergleich mit der zweiten geht hervor, daß die Zähne cranialwärts kleiner werden und schließlich ganz verschwinden. Der sich vermindernde Abstand der Zähne am distalen Schuppenrand (Fig. 25) entspricht einem Abnehmen in der Breite der Zellen, wie sich aus der Flächenansicht ergibt. Eine solche ist in Fig. 23 wiedergegeben: die Zellen sind, ähnlich denen der Schuppenoberseite, in der Querrichtung der Schuppe außerordentlich verlängert, von leicht gewellten, bei Silbernitratbehandlung scharf hervortretenden Grenzen umsäumt. In ihnen (oder auf ihnen?) hat sich ein körniger Silber-niederschlag gebildet, der am caudalwärts weisenden Zellrand bogig umschriebene Stellen frei läßt. Diese erscheinen an ungefärbten Schuppen dunkel und erweisen sich als gerundete Vorwölbungen.

An den Strecken  $c-b$  und  $c-d$  (Textfig. Z, S. 699) ist die Epidermis außerordentlich stark verjüngt und stellt (an den Rumpfschuppen) ein dünnes Häutchen dar, an dem sich nichts wahrnehmen läßt als eine minimal dünne Hornlage und in ziemlich weiten Abständen gelagerte, abgeplattete Kerne, die das Stratum Malpighii darstellen müssen.

Ein ganz andres Aussehen dagegen gewährt die Strecke  $d-e$  (Textfig. Z), die der Oberseite der gedeckten Schuppen fest angepreßt ist. Das Stratum Malpighii besteht aus einer einschichtigen, dünnen Zelllage; unmittelbar auf diese folgen eigenartige Zellen (Fig. 8 Taf. XXII, Fig. 18, Taf. XXIII). Ehe ich in ihre Schilderung eintrete, muß ich etwas weiter ausholen. An Präparaten von Blindschleichen-

embryonen, die mit Thionin-Eosin gefärbt waren, fielen mir an der Unterseite des freien Schuppenrandes intensiv gefärbte, große, rundlich-ovale Zellen auf. Als ich die Literatur daraufhin durchsah, fand ich, daß sie schon von MAURER (1892, S. 744) gefunden waren. Er beschrieb sie folgendermaßen: In dem Epithel der Unterfläche liegen an jeder Schuppe einige große Zellen, welche der mittleren Schicht ihrer drei Lagen angehören. Die Zellen sind kugelig, haben kugeligen Kern und ihre Zellkörper sind mit sehr zahlreichen, kleinen, stark lichtbrechenden, farblosen Körnchen erfüllt. Die Zellen gleichen ganz den einzelligen Drüsen, wie sie in der Epidermis der Fische und Amphibien so häufig vorkommen. Niemals reichten die Zellen bis an die freie Oberfläche, vielmehr zogen stets platte Epithelzellen über sie hinweg, ebenso wie unter ihnen solche platte Zellen lagen. Sie liegen demnach mitten im Epithel gerade wie die LEYDIGSchen Zellen bei Amphibien.

In seiner späteren großen Arbeit hält MAURER (1895, S. 208, 221, 225, 226) die in den Zellen enthaltenen Körnchen für fettig (s. o.); sie sollen eine einfachste Art von Hauttalg darstellen. Die Zellen gehören den intermediären Epidermisschichten an und finden sich vor allem stark ausgebildet bei Schlangen, wo sie intraepidermoidale Cavernen bilden und schon von LEYDIG beobachtet wurden. Die Fettnatur sollen die Körner durch intensive Schwärzung nach Einwirkung von Osmiumsäure an solchen frisch zerzupften Gebilden zu erkennen geben. MAURER sagt: »Dieser Befund ist offenbar so zu beurteilen, daß wir hier eine Excretbildung in der Epidermis finden, welche insofern vom Verhornungsprozeß verschieden ist, als eine ganze Masse von Elementen den letzten abschließenden Hornzustand nicht erreichen, sondern im körnchenhaltigen Zustand das Ende ihrer Umwandlung zeigen. Dabei ist zu beachten, daß sich niemals an diesen Zellen ein Mantel von Hornsubstanz bildet, sondern daß die Bildung von Fett oder Talgtröpfchen im Innern ihres Plasmakörpers ihre einzige Tätigkeit darstellt. Es handelt sich hier um eine lokal sehr vermehrte Bildung von Hauttalg, der in Perioden zur Ausbildung und Abstoßung gelangt, wie auch die ganze Oberhaut in der Bildung aufeinander folgender Epidermisgenerationen eine Periodicität in der Ausscheidung aller ihrer Teile auch des Stratum corneum erkennen läßt.«

Allem Anschein nach hat auch ERNST (1896, S. 695) die in Rede stehenden Gebilde bei der Blindschleiche gesehen. Er fand in den Buchten unter den Schuppen abgeteilte Brocken und Schollen, die, nach ihrer Größe und Gestalt zu urteilen, einzelnen Zellen entsprachen. Zum Teil färbten sie sich mit der GRAMSchen Bakterienmethode, zum

Teil nicht; im allgemeinen lagen die gefärbten (nach ERNST werdendes Horn darstellenden) tiefer als die ungefärbten, ausnahmsweise auch einmal ungefärbte zwischen blassen.

Auch TODARO (1878, Tab. IX, Fig. 31, *Lacerta muralis*, Tab. XI, Fig. 50, *Coluber viridiflavus*) hat die eigenartige Entwicklung der Körnerschicht in den Schuppenwinkeln bemerkt.

Bei *Voeltzkowia* hält es schwer, festzustellen, welcher Schicht die eigenartigen Zellen angehören; denn auf der Strecke *c—d* hat sich die ganze Epidermis zu einer dünnen Hornlamelle umgewandelt (s. o.), an der eine differenzierte Schichtung nicht mehr wahrzunehmen ist. Aber es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier wie in den von MAURER geschilderten Fällen um eine besonders starke Ausbildung der Körnerschicht handelt. Die Zellen erreichen nicht unmittelbar die Oberfläche; wenigstens konnte ich an den Kopfschuppen beobachten, daß über ihnen eine dünne Hornlamelle (über der oft noch Reste der in Rede stehenden Zellen von der vorhergehenden Häutung her zu bemerken sind) von der Oberseite der deckenden Schuppe auf die Unterseite der gedeckten übergeht (bei *X*, Fig. 8, Taf. XXIII).

Die Keratohyalinzellen (*Khz.* Fig. 8, Taf. XXII), denn als solche betrachten wir sie, liegen zur Zeit der reichsten Schichtenentwicklung der Epidermis in ein bis zwei Lagen übereinander. Sie sind von außerordentlicher Größe, dicht aneinander gelagert, rundlich, oder durch den gegenseitigen Druck leicht eckig abgeflacht. Drei Zustände lassen sie erkennen, die ihres verschiedenen färberischen Verhaltens wegen schon bei schwächeren Vergrößerungen auffallen (Fig. 8, Taf. XXII). Ich beschreibe sie in der Reihenfolge, wie sie mir auseinander hervorzugehen scheinen.

Erster Zustand (Fig. 19*a*, 20*a*, Taf. XXIII). Das Cytoplasma (*C.*) der Zellen hat einen gleichmäßigen, wabig-körnigen Bau und färbt sich ziemlich lebhaft mit Orange G (Fig. 19*a*) oder Pikrinsäure (Fig. 20*a*). In der Peripherie der Zelle weist es eine ganz dünne, wandartige Exoplasmabildung auf. Der in der Mitte der Zelle gelegene Kern (*K.*) ist groß, bläschenförmig, chromatinarm. Die chromatischen Bestandteile sind in Form kleiner Bröckchen in seiner Peripherie verteilt. Bei Eisenhämatoxylinfärbung tritt deutlich der kleine, central gelegene Nucleolus (*N.*) hervor.

Zweiter Zustand (Fig. 19, *b*, *c*, 20 *b*, Taf. XXIII). Die Zellen haben an Größe etwas abgenommen. Der Kern (*K.*) ist oft exzentrisch gewandert und nähert sich der (im Querschnitt [s. Fig. 8, Taf. XXII]) unteren Seite der Zelle. Im übrigen ist sein Verhalten wesentlich das

gleiche. Dagegen zeigt das Protoplasma eine erhöhte Färbbarkeit. Diese beruht auf dem Erscheinen winziger, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzender Körnchen, die gleichmäßig durch das ganze Cytoplasma zerstreut sind, aber weiterhin, vor allem in der Nähe des Kernes (Fig. 19*b*, *c*) zu kugeligen, sehr stark färbbaren Gebilden (*Khk.*) zusammentreten. Manchmal sind diese in großer Anzahl konzentrisch um den Kern geordnet und von ziemlich gleicher Größe; alsdann ist der Kern von einem hellen Hof umgeben (Fig. 19*b*). Es können die Körner aber auch minder zahlreich (Fig. 19*c*), ja in Einzahl (Fig. 20*b*) vorhanden sein, weisen dann aber eine bedeutendere Größe und eine weniger ausgesprochene Lagebeziehung zum Kern auf. Da die winzigen Körnchen im Cytoplasma späterhin verschwinden, ist es wahrscheinlich, daß die größeren, wie schon vorhin angedeutet, aus einer Anzahl kleinerer, durch Verschmelzung entstehen. Dies setzt einen gewissen plastischen Zustand derselben voraus, dessen tatsächliches Vorhandensein daraus hervorgeht, daß die gebildeten Massen schrumpfen können und dann den von ihnen vorhin eingenommenen Raum nur teilweise erfüllen; sie erscheinen alsdann in einer bestimmten Ansicht sichelförmig (Fig. 19*c* unten rechts); der die Sichel zum Vollkreis ergänzende helle Raum ist leer.

Dritter Zustand (Fig. 19*d*, 20*c*, Taf. XXIII). Der Endzustand bietet ein ganz andres Bild dar. Der Kern (*K.*) ist in die Länge gestreckt, auch wohl geschrumpft und deformiert; Nucleolus (*N.*) und Chromatinbröckchen sind indessen noch nachweisbar. Die Färbbarkeit des Cytoplasmas hat bedeutend nachgelassen, so daß der Zellraum fast wie leer aussieht. Die kleinen Körnchen sind geschwunden, die Menge der Keratohyalinmassen hat bedeutend zugenommen. Sie sind von verschiedener Größe; die kleinsten liegen als rundliche Gebilde in der Peripherie der Zelle, die größten übertreffen an Ausdehnung den Kern und zeigen eine unregelmäßige Gestalt (*Khk.*). Besonders bemerkenswert ist, daß sich ihre Färbbarkeit geändert hat: sie tingieren sich in DELAFIELDS Hämatoxylin-Orangepräparaten nicht mehr mit OrangeG, sondern speichern jetzt sehr stark den blauen Farbstoff.

Daß der letztbeschriebene Zustand wirklich der Endzustand ist, scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß diese Zellen am weitesten von ihrer Bildungsstätte, dem Stratum Malpighii liegen. Sie treten, wie auch aus Fig. 8, Taf. XXII zu ersehen ist, nur in der äußersten Schicht der Keratohyalinzellen auf; ihr Zustand ist dem geschilderten Verhalten der Keratohyalinschicht auf der Oberseite der Schuppe vergleichbar. Die Zellen des ersten und zweiten Stadiums dagegen lassen nicht so deutlich eine bestimmte, stets wiederkehrende Lage erkennen; aber in ihrer

Anordnung zeigt sich nichts, was der oben gegebenen, aus dem Verhalten der Granula erschlossenen, genetischen Reihenfolge widerspräche.

Fügen wir noch hinzu, daß auch Pikrokarmine die beschriebenen Granula färbt, so bleibt wohl kein Zweifel, daß es sich in diesen Zellen um solche mit außergewöhnlich starker Keratohyalinentwicklung handelt. Der Verhornung unterliegen die Zellen nur in untergeordnetem Maße. Auch hier gilt der von APOLANT (1901, S. 787) aufgestellte Satz: »Exzessive Keratohyalinbildung geht . . . ohne gleichzeitige Verhornung einher, exzessive Keratinbildung ohne nachweisbare Keratohyalinkörner.« Was die Bildung der Keratohyalinkörner angeht, so konnte auch dieser Beobachter feststellen, daß sie zuerst staubartig und ziemlich gleichmäßig über die Zelle verteilt auftreten.

Fig. 18, Taf. XXIII gibt ein Bild des innersten Schuppenwinkels von der Haut des Rumpfes zur Zeit, wo die Epidermis, fern von der Häutung, eine geringe Mächtigkeit aufweist. Das Stratum Malpighii (*Str.M*) ist einschichtig, und zwar sowohl im Bereich der Keratohyalinzellen, auf der Unterseite der deckenden Schuppe (*Ep.o.*), als auch im Beginn der gedeckten Schuppe (*Ep.u.*). Die auf die MALPIGHISCHE Schicht unmittelbar folgenden Keratohyalinzellen liegen in einfacher Reihe; sie sind rundlich bis oval, berühren sich nicht so eng wie die der Kopfschuppen im Häutungszustand und scheinen die oberste Zelllage darzustellen; zum mindesten gewahrt man an Schnitten nur unsicher Andeutungen eines sie überziehenden Häutchens. Untersucht man aber diese Stelle in Flächenansicht, so sieht man zwischen den Zellen verlaufende scharfe Konturen, die wohl nur als optische Querschnitte der feinen Hornlamellen gedeutet werden können, die die Zellen überkleiden (*X*, Fig. 17, Taf. XXIII). Bei DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsinfärbung sind die Keratohyalinzellen leuchtend gelb (Fig. 18, Taf. XXIII). Sonderbarerweise sind nicht nur die Kerne, sondern auch die Keratohyalinkörner ungefärbt geblieben; die letzteren machen sich aber durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen bemerkbar. Diese Eigenschaft läßt sie schon an ungefärbten Präparaten (Fig. 17, *Khk.*, Taf. XXIII) hervortreten.

Wie sich die Keratohyalinzellen auf der Unterseite der Schuppen in der Flächenansicht der Haut darbieten, ist durch rote Punktierung auf Fig. 1, Taf. XXII angedeutet.

## 2. Hautsinnesorgane.

Entdeckt wurden die Sinnesorgane in der Haut der Echsen von LEYDIG (1868, S. 84—86), der sie bei *Anguis* und der lebendgebärenden

Eidechse nachweisen konnte. Bei der ersten Form sind sie sehr zahlreich über den ganzen Körper verbreitet, vor allem gehäuft aber an den Lippen. Sie bestehen aus einem becherförmigen, von Zellen gebildeten, in der Epidermis gelegenen Körper, der an seinem Grunde mit Nerven in Verbindung tritt. LEYDIG reiht diese Gebilde den Sinnesknospen der Fische an. In zahlreichen späteren Abhandlungen kommt der genannte Forscher wieder auf diese Gebilde zu sprechen, bringt aber keine näheren Angaben über ihren Bau (1872a, S. 100; 1872b, S. 338; 1873, S. 766; 1876, S. 221). Außerdem (1872b, S. 349) fand LEYDIG in der Cutis gelegene Tastkörperchen in der Lippenhaut der einheimischen Nattern.

Als zweiter untersuchte CARTIER (1872a, S. 236; 1872b, S. 300) die Hautsinnesorgane insbesondere bei Geckotiden. Sie sind in der Haut der Kiefergegend über die ganze Fläche der Schilder zerstreut, befinden sich dagegen auf den Schuppen des übrigen Körpers nur am freien Rande. Die Organe bestehen aus einer Cutispapille, die in einen Kanal der Epidermis hineinreicht; der Kanal ist von den äußersten Lamellen der Hornschicht kuppelartig geschlossen; die Hornschicht ist an diesen Stellen sehr verdünnt und trägt nach außen einen haarartigen Aufsatz. Die Cutispapille steht sehr wahrscheinlich mit Nerven in Verbindung. Bei *Varanus* und *Crocodilus* stellte CARTIER in der Lederhaut gelegene Sinnesorgane fest, die den Bau der Epidermis nur wenig beeinflussen; die Organe bei Schlangen entsprechen nach ihm denjenigen der Geckotiden, abgesehen von dem Fehlen des Cuticularhaares. CARTIER betrachtet alle diese Gebilde als Tastorgane.

BRAUN (1877, S. 16) beschreibt helle, bei Lupenvergrößerung wie feinste Nadelstiche bemerkbare Flecken in der Haut von *Lacerta Lilfordi*, die auf den Schuppen des Rückens, der Oberseite der Extremitäten, dem Kopf und der Kehlgegend vorkommen. An den Schildern des Unterkiefers konnten auf Schnitten keulenförmige Organe beobachtet werden, die an die hellen Flecken herantreten und nach unten mit Nervenfasern zusammenhängen. BRAUN glaubte die von LEYDIG untersuchten becherförmigen Organe vor sich zu haben.

Die eingehendste Beschreibung der Sinnesorgane in der Haut von Echsen verdanken wir TODARO; leider sind seine diesbezüglichen Mitteilungen in der späteren Literatur nur wenig gewürdigt worden. TODARO (1878, S. 1091—1099) untersuchte die Verhältnisse bei *Ascalabotes* (*Lacerta muralis*, *Seps*) und einer Anzahl von Schlangen. Seine Schilderung der Gebilde bei den Geckonen weicht von der CARTIERS wesentlich ab. Die Organe haben hier die Form eines Bechers, der mit

seinem Fuß die Cutis berührt, mit seinem andern Ende fast bis zur Oberfläche der Epidermis reicht, wo er zu einem Deckel geschlossen ist, der aus dem sehr verdünnten »strato corneo compacto« und der darüber gelegenen »pellicola epidermica« besteht. Bald liegt das Organ über einer in die Epidermis hineinreichenden Cutispapille, bald senkt es sich umgekehrt mit seinem Grund in die Cutis ein. An jedem Organ lassen sich der eigentliche Körper und der umschließende Kanal unterscheiden; beide Teile präsentieren sich sehr verschieden je nach dem Zeitpunkt, in welchem man sie untersucht: zur Zeit fern von der Häutung sind sie kurz, zur Zeit der Häutung dagegen lang (dieser letzte Zustand lag CARTIER vor). Am Aufbau der Organe beteiligt sich ausschließlich das Epithel. Die Wände des Kanals werden von gewöhnlichen platten Epithelzellen gebildet, die anfangs polygonal, zur Zeit der Häutung entsprechend der Verlängerung des Kanals eine bedeutende Streckung erfahren. Die Elemente des eigentlichen Organs sind in der ersten Periode rund oder oval, groß, protoplasmareich, ohne Membran, mit kleinem, homogenen Nucleus. Zur Zeit der Häutung sind sie zahlreicher, aber kleiner, offenbar infolge vorhergegangener Teilungen. Nunmehr sind die oberen birnförmig geworden und tragen einen langen, an seiner Basis konischen, weiterhin haarförmigen Fortsatz, der die ganze Höhe des Kanals durchsetzt; diese Zellen sind Sinneszellen und treten an ihrer Basis mit Nervenfasern in Verbindung. Die tiefer gelegenen Zellen im Körper des Organs bleiben undifferenziert. Aus diesen Zellen entwickelt sich zur Zeit der Häutung das neue Sinnesorgan (S. 1115). Die auf der Oberfläche des Deckels sich erhebenden langen, feinen Haare sind nach TODARO die erwähnten Fortsätze der Sinneszellen der vorhergehenden Epidermisgeneration, die der Verhornung anheimgefallen sind. Ähnlich sind die Organe bei Schlangen gebaut; die wesentlichen Unterschiede beruhen auf der verschiedenen Größe von Körper und Kanal und einer weitergehenden Differenzierung der Zellen im Organ zu Stütz- und Sinneszellen. TODARO hält die Hautsinnesorgane für Tastorgane und glaubt, daß sie trotz der abweichenden Anordnung mit denjenigen der Seitenlinie in Beziehung zu bringen seien.

MERKEL (1880, S. 112—114) hält die Hautsinnesorgane von *Lacerta*, *Anguis* und *Tropidonotus* den Tastflecken der Batrachier ähnlich und schildert sie als Gruppen von Tastzellen, zwischen die sich Nervenfasern einsenken. Diese Tastzellen sind in Cutispapillen gelegen, über denen die Epidermis modifiziert ist. So erhebt sich bei *Anguis* über den Papillen eine Säule von Epidermiszellen, die weicher bleibt als die Umgebung. Die Säule biegt seitlich ab, indem

sie schief gegen die Oberfläche aufsteigt, stets nach dem freien Rand der Schuppe hin geneigt.

Die bis jetzt erwähnten, zum Teil so widersprechenden Angaben über epitheliale oder subepitheliale Lage und Ursprung der Hautsinnesorgane erfahren durch MAURER eine beträchtliche Klärung. MAURER (1892, S. 742) untersuchte die Hautsinnesorgane bei Embryonen von *Anguis*. Sie erscheinen bei der Aufsicht auf die Schuppe als weißliche Flecken und erweisen sich auf Schnitten als eine Differenzierung des Epithels. Die Epithelzellen der tiefsten Lage zeichnen sich durch dichteres Zusammenliegen und feinkörnigen Inhalt der Zellkörper aus. Unter ihnen zieht die Grenzmembran der Epidermis glatt weg; sie wird aber von feinen Fasern (wahrscheinlich Nerven) durchbohrt. Über ihnen folgen fünf oder mehr Lagen verhornter Epidermiszellen, die wie Uhrschaalen, mit der Konkavität nach der freien Oberfläche gerichtet, übereinander geschichtet sind. Dieses Organ ist demnach seiner Entwicklung nach rein epithelial. Beim erwachsenen Tier dagegen (MAURER, 1895, S. 224) hat sich an der Stelle, wo das embryonale Organ lag, eine kleine fingerförmige Coriumpapille gebildet, die bis ins Stratum corneum emporreicht. In ihrem Innern befindet sich eine Säule übereinander gelegener Zellen, zu welchen ein Nerv verläuft. Allem Anschein nach sind die Zellen epithelialen Ursprunges. Ferner beschreibt MAURER (1895, S. 199) die Hautsinnesorgane von *Hatteria*, Modifikationen der basalen Epidermiszellen, unter denen auch die subepidermoidale Schicht verändert erscheint; ähnliches sah der genannte Forscher (1895, S. 231) bei *Chamaeleon*. Dagegen sind die Organe bei *Lacerta* (S. 211) und *Crocodylus* (S. 228) flache Cutispapillen, in denen Tastkörperchen eingelagert sind, die von markhaltigen Nervenfasern versorgt werden. Auch die Epidermis über diesen Gebilden ist modifiziert und weicher als die Umgebung. Auch bei *Coronella*, *Tropidonotus* und *Pelias* (1892, S. 145; 1895, S. 226) ist die Grundlage des Sinnesorgans eine Cutispapille mit Tastzellen.

Späterhin haben OPPENHEIMER (1895, S. 446) und OSAWA (1896, S. 579) die Hautsinnesorgane von *Hatteria* und *Crocodylus* untersucht. Sie sind im wesentlichen zu dem gleichen Ergebnis wie MAURER gelangt.

Auch PINKUS (1905, S. 150) schildert die Hautsinnesorgane von *Hatteria* und *Crocodylus*, sowie einiger anderer Reptilien, unter denen uns besonders diejenigen von *Brachymeles*, einem Scincoiden, wegen einer gewissen Ähnlichkeit mit denjenigen von *Voeltzkowia* interessieren. Die Organe dieses Tieres sind in großer Anzahl auf den Lippenschildern

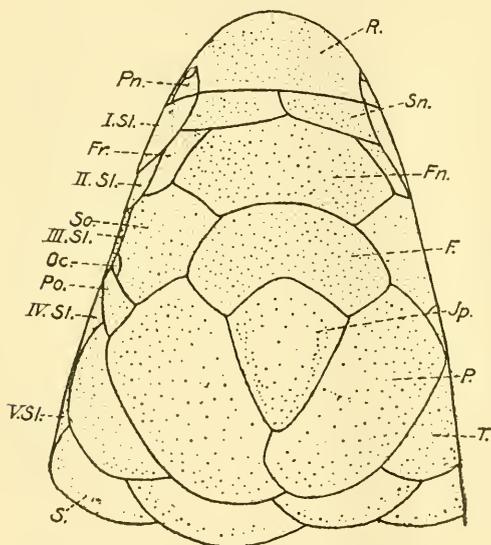
verbreitet. Sie stecken genau eingepaßt in Kanälen der Epidermis, die nach außen von dünnen Hornlamellen überwölbt sind. Die Zellen der MALPIGHISCHEN Schicht haben sich als Umsäumung des Kanals langgestreckt hoch emporgezogen, so daß sie, die höheren Epidermisschichten durchsetzend, bis an die Hornschicht heranreichen. In diesen Kanal paßt eine Zellsäule, die unten genau im Niveau der Epidermisunterfläche beginnt. Ihre Basis unterscheidet sich durch gerade, scharf-linige Begrenzung gegen die Cutis von der Umgebung. Die Kerne der Zellsäule liegen schräg bis quer übereinander in einem homogenen, nicht sichtbar durch Zellgrenzen geteilten Protoplasma. Nach oben verbreitert sich das Organ ein wenig. An die Basis des Organs tritt ein Bindegewebsstrang mit Blutgefäßen und Nerven. Unter dem Organ enthält die Cutis eine Anzahl von Zellen, die Tastmenisken ähneln. Sie treten als ein Häufchen flachschüsselförmiger, dunkel gefärbter Kerne in die Erscheinung und bilden mit der in das Epithel eingelassenen Zellsäule ein zusammengehöriges Ganzes. PINKUS findet den Bau mit den von MERKEL geschilderten Tastflecken von *Anguis* übereinstimmend, nur daß das in der Cutis gelegene Tastkörperchen gegenüber dem scharf herausgeschälten Epithelcylinder an Deutlichkeit zurücktritt. Auch an die EIMERSCHEN Organe sollen die Gebilde erinnern.

Schließlich erwähnt KRAUSS (1906, S. 338, Tab. XXIV, Fig. 12) eine differentielle Färbung der Sinneszellen der Organe bei *Hatteria*, und BAUMEISTER (1908, S. 430) beschreibt die Tastflecken von *Rhinophis planiceps*, die wie solche anderer Schlangen in der Hauptsache in der Lederhaut befindlich sind. —

Die Hautsinnesorgane der *Voeltzkowia* liegen auf der freien Oberfläche der Schuppe und stellen sich in der Flächenansicht als kleine, scharf begrenzte Kreise dar. Bei ihrem geringen Durchmesser ( $8\mu$ ) sind sie mit schwächeren Vergrößerungen (einer starken Lupe) nur dort kenntlich, wo sie durch ihre reiche Anhäufung der Haut eine samtartige Punktierung verleihen, nämlich am Kopf. Unter dem Mikroskop findet man sie schon an ungefärbten Schuppen leicht infolge ihres von der Umgebung abweichenden Lichtbrechungsvermögens, deutlicher heben sie sich als rötliche Punkte vom gelben Hintergrunde bei Pikrokarminfärbung ab, sehr scharf schwarz erscheinen sie an Silbernitratpräparaten.

Betrachten wir zunächst ihre Verteilung. Auf den Rumpfschuppen sind sie im allgemeinen in einer einfachen Reihe angeordnet, die in geringem Abstand von der freien Kante dem Hinter- rand parallel verläuft; sie reicht nach links und rechts bis dahin, wo

die Nachbarschuppen decken (*S*, Textfig. *A—F*). Die Zahl von Sinnesorganen für die einzelnen Schuppe ist nicht bestimmt; vielmehr unterliegt sie beträchtlichen Schwankungen, die offenbar einzig von der Breite der Schuppe abhängen: je ausgedehnter der Hinterrand der Schuppe, um so zahlreicher die Hautsinnesorgane. So besitzen die breiten Schuppen des Nackens etwa ein Dutzend Sinnesorgane (Textfig. *A*); mehr nach hinten auf dem Rücken nimmt die Zahl ab, um in der Schwanzgegend mit der Zunahme des Querdurchmessers der Schuppe wieder zu steigen. Indem so die Zahl der Sinnesorgane von der einzelnen Schuppe unabhängig



Textfig. *Y*.

Ansicht der Oberseite des Kopfes etwas schräg von links. Verteilung der Hautsinnesorgane *S*, die nach stärker vergrößerten einzelnen Schuppen in das Bild eingetragen wurden. *R.*, Rostrale; *Pn.*, Postnasale; *Sn.*, Supranasale; *Fn.*, Frontonasale; *Fr.*, Frenale; *F.*, Frontale; *Ip.*, Interparietale; *P.*, Parietale; *T.*, Temporale; *So.*, Supraoculare; *Oc.*, Oculare; *Po.*, Postoculare; *I. SL.*, *II. SL.*, *III. SL.*, *IV. SL.*, *V. SL.*, erstes bis fünftes Supralabiale. Vergr. 14 fach.

ist, wird eine ziemlich gleichmäßige Verteilung in bezug auf die ganze Körperoberfläche erzielt. An verschiedenen Stellen des Körpers aber findet eine Häufung der Organe statt; sie vollzieht sich so, daß die Sinnesorgane, vom hinteren Rand der Schuppe ausgehend, allmählich sich mehr und mehr nach vorn ausdehnen, so daß schließlich die ganze Schuppe bis auf einen allseitigen schmalen Rand von ihnen erfüllt ist. Derart säumen sie bei den Cloakenschuppen (Textfig. *G*, *H*) den Hinterrand in zwei- bis dreifacher Reihe ein. Ähnlich verhalten sich die Schuppen der Bauchseite in der Kehlgegend (Textfig. *E*) und die dem Kopf zunächst gelegenen Schuppen des Nackens (s. Textfig. *Y*): sie bereiten den Zustand an den Kopfschuppen vor.

Die Schuppen des Kopfes sind geradezu übersät mit Sinnesorganen; bei dem geringen Grad der Deckung der Kopfschuppen haben sie sich fast über ihre ganze Fläche ausgedehnt. Es ist ja auch die Oberfläche des Kopfes infolge seiner glatten Rundung der Berührung mit dem

umgebenden Medium in viel mehr Punkten ausgesetzt als das ausgeprägter dachziegelige Integument des Rumpfes, bei dem infolge dieser Bauart nur verhältnismäßig wenige, am höchsten emporgewölbte Punkte der einzelnen Schuppe mit der Umgebung in Kontakt treten. Am Kopf läßt sich eine Steigerung der Anhäufung nach der Schnauze und den Lippenrändern wahrnehmen. Bei den Parietalschuppen (*P.*) und dem Interparietale (Textfig. *M* und *Ip.*, Textfig. *Y*) ist noch deutlich die dichtere Ansammlung der Organe am distalen Schuppenrand zu beobachten; das Frontal- (*F.*) und Frontonasalschild (*Fn.*) dagegen sind fast ganz gleichmäßig mit ihnen bedeckt, und am Rostrale (*R.*) ist keine besondere Anordnung mehr erkennen.

Um eine zahlenmäßige Vorstellung von der Menge der Sinnesorgane zu geben, sei erwähnt, daß ich auf einem Interparietale über 70, auf einer Parietalschuppe etwa 100 fand. Eine derartig reiche Versorgung mit Sinnesorganen ist bis jetzt von keinem Reptil bekannt geworden; man vergleiche z. B. die Figuren 3a, *Rhinophis*, und 3b, *Coronella*, von BAUMEISTER (1908, Taf. XXIII)<sup>1</sup> und wird bemerken, wie außerordentlich gering ihre Zahl gegenüber derjenigen bei *Voeltzkowia* ist. BAUMEISTER hebt die überraschende Tatsache hervor, daß die Hautsinnesorgane am Kopf der grabenden *Rhinophis* viel spärlicher auftreten als bei den heimischen Schlangen. Bei *Voeltzkowia* aber wird man nicht gut etwas anderes annehmen können, als daß die reiche Entwicklung der Hautsinnesorgane ausgleichend für den Verlust des Gesichtssinnes eintrat und im engsten Zusammenhang mit der grabenden Lebensweise steht.

Je nach dem Häutungszustand stellen sich die Hautsinnesorgane von *Voeltzkowia* sehr verschieden auf Schnitten dar. Zur Zeit, in welcher die Haut ihre größte Mächtigkeit erlangt hat, bilden sie Zellsäulen, welche die ganze Dicke der Epidermis senkrecht oder zum freien Rand der Schuppe leicht bogig gekrümmt, durchsetzen (Taf. XXII, Fig. 7). Die Organe sind rein epidermoidal; eine Beteiligung der Cutis konnte ich nie beobachten; vielmehr zieht diese gänzlich unverändert unter ihnen weg.

Die Zellsäulen sind gegen ihre Umgebung scharf abgesetzt und bisweilen durch einen feinen Spaltraum infolge von Schrumpfung von ihr getrennt. Ein aus besonderen Zellen gebildeter Kanal aber besteht nicht; höchstens kann man hier und da wahrnehmen, daß die Zellen des Stratum corneum der in Bildung begriffenen II. Epidermisgeneration

<sup>1</sup> Versehenlich ist bei BAUMEISTER in der Figurenerklärung S. 525, Fig. 3a als *Coronella*, 3b als *Rhinophis* bezeichnet; es muß umgekehrt sein, wie sich auch aus dem Text S. 431—432 ergibt.

um das Sinnesorgan herum etwas heraufgezogen sind, gleichsam von seinem stärkeren Wachstum mitbeeinflußt.

Der basale Teil des Organs im Bereich der MALPIGHISCHEN Schicht endigt abgerundet, bald mehr verzüngt, bald etwas kolbig aufgetrieben; im letzten Falle schien es mir bisweilen, als ob es sich im unteren Teil nicht um eine einfache Reihe von Zellen (Kernen) handelte, sondern als ob einige wenige Zellen hier nebeneinander lägen, die sich erst später in die Reihe einordneten. Im basalen Teil des Hautsinnesorgans sind die einzelnen Zellen nicht scharf voneinander zu unterscheiden: dicht aneinander gelagert folgt eine Reihe von Kernen, deren unterster bisweilen wie diejenigen der basalen Zellschicht überhaupt seinen größten Durchmesser senkrecht zur Oberfläche richtet, während die folgenden stets kugelig oder schon etwas parallel zur Oberfläche abgeflacht erscheinen; in ihrem Bau unterscheiden sie sich nicht von denen der MALPIGHISCHEN Schicht; oft sind sie von einem hellen Hof umgeben.

Innerhalb der in Bildung begriffenen II. Epidermisgeneration verändert sich das Aussehen der Zellsäule: sie verschmälert sich oft zunächst etwas, um dann im oberen Teil dieser Schicht und weiterhin im Oberhäutchen kolbig anzuschwellen.

Ferner besteht hier eine Lücke in der Reihe der Kerne; der erste Kern, welcher auf diese Lücke folgt, zeigt noch das Aussehen der vorhin beschriebenen; die folgenden dagegen sind in einem nach außen zunehmenden Maße abgeflacht. Gleichzeitig macht sich eine deutliche Abgrenzung der Zellen sichtbar. Die Zellen sind uhrglasförmig, mit der Wölbung nach außen, dicht übereinander geschichtet. Sie lassen ein dünnes, dunkler gefärbtes, verhorntes Exoplasma und ein heller gefärbtes Endoplasma unterscheiden. Die Kerne, deren Form der Zellform entspricht, liegen in einer Höhle des Endoplasmas.

Das zuletzt geschilderte Verhalten der Zellsäule setzt sich durch das Oberhäutchen hindurch fort; auf seine Dicke entfallen etwa vier solch' uhrglasförmige Zellen; die letzte derselben schneidet mit dem Außenrand des Oberhäutchens ab.

In dem lockeren Stratum corneum der oberflächlichen Epidermisgeneration geht die scharfe Abgrenzung des Organs gegen seine Umgebung verloren; seine Zellen erleiden dieselben Umformungen in der Keratohyalinschicht wie die übrigen der Epidermis. Aber dennoch kann man seinen weiteren Verlauf feststellen: einmal ist die Keratohyalinschicht mitsamt der darübergelegenen Schicht  $\delta$  zapfenähnlich über das Niveau der letzteren Schicht vorgetrieben und ragt in einen Kanal der festen Hornschicht hinein; anderseits macht sich in diesem

Zapfen eine Reihe aufeinander folgender Kerne bemerkbar, die offenbar die Fortsetzung der Zellsäule darstellen; dieselben sind manchmal noch am äußersten Ende des Zapfens im Bereich der Keratohyalinzone kenntlich.

Der Kanal der festen Hornschicht, welcher diesen Zapfen umschließt, besitzt etwas größeren Durchmesser als jener, erweitert sich meist nach dem Ende zu etwas und ist durch einen dünnen Deckel verschlossen. Untersucht man den Deckel von der Fläche an Silbernitratpräparaten, so erkennt man, daß er vom Oberhäutchen nicht bedeckt ist, sondern daß dessen Zellen seitlich um den Deckel herum ausbiegen. Diese Tatsache kann nicht wundernehmen, wenn man sich die Beziehung des Sinnesorgans zum Oberhäutchen der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration ins Gedächtnis zurückruft.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß der zur oberflächlichen Epidermisgeneration gehörige Teil des Hautsinnesorgans bisweilen etwas gegen den oberen verschoben erscheint, was aus den im vorigen Abschnitt erwähnten Wachstumsverhältnissen zu erklären ist (s. S. 665).

Zweierlei unterscheidet das Sinnesorgan histologisch von den Zellen der Epidermis im übrigen, wenigstens im Bereich der I. Epidermisgeneration; das raschere Wachstum und die langsamer und weniger vollkommen erfolgende Verhornung seiner Elemente. Das raschere Wachstum äußert sich in dem dichten Aufeinanderliegen der Kerne, im Unterbleiben der Abgrenzung der Zellkörper im basalen Teil des Organs und nicht am wenigsten in der durch das Sinnesorgan bedingten zapfenartigen Vorwölbung der oberen Schichten. Der schwächere Verhornungsprozeß prägt sich darin aus, daß einerseits in der Höhe des unteren Teiles der Hornschicht der zweiten Generation im Sinnesorgan die Verhältnisse des *Stratum Malpighii* noch unverändert fortbestehen, und daß andererseits im oberen Teil des Organs die beim *Stratum corneum* so mächtig entwickelte exoplasmatische Randschicht nur in geringem Maße ausgebildet ist.

Einen ganz andern Anblick gewährt das Organ zur Zeit, in welcher die II. Epidermisgeneration noch nicht ausgebildet ist, wie es Fig. 27, Taf. XXIII von einer Rumpfschuppe wiedergibt. Während in dem vorhin geschilderten Zustand die Organe leicht aufzufinden sind, würde man nunmehr lange vergeblich nach ihnen suchen, wenn nicht der in der I. Epidermisgeneration (*G. I.*) befindliche Kanal einen Anhaltspunkt böte; so unscheinbar ist das Organ entwickelt. Die zweite Epidermisgeneration besteht erst aus ganz wenigen Hornlamellen, in denen

hier und da abgeplattete Kerne sichtbar sind, die Anlage der späteren festen Hornschicht. Dann folgt das Stratum Malpighii (*Str.M.*) als eine einfache Reihe von Zellen, deren Kerne mit ihrem größten Durchmesser parallel zur Oberfläche der Haut gestellt sind. Auf eine kurze Strecke hin sind die Kerne schräg gestellt und folgen in engerem Abstand aufeinander; auch ist hier eine dem Kanal angepaßte Hervorwölbung vorhanden: dies ist das Sinnesorgan (*S.*).

Es gelang mir nie, den Nerveneintritt an den Sinnesorganen zu beobachten; daß es sich hier aber um Sinnesorgane tatsächlich handelt, erscheint nach den früheren Beobachtungen ohne jeden Zweifel. — Als ihre Verrichtung kann ich mit CARTIER, TODARO, MERKEL, MAURER nur eine Tastfunktion annehmen; die Vermittlung der Empfindung von einer chemischen Qualität der Außenwelt erscheint mit ihrem Abschluß von der Luft durch verhornte Zelllagen unvereinbar. Dagegen läßt der geringere Grad der Verhornung und das Hineinragen des Zapfens in den Kanal der überliegenden Epidermisgeneration — so ist er nur durch eine ganz dünne Hornlamelle von der Außenwelt abgeschlossen — die Organe zum Empfang von Tastreizen geeignet erscheinen. Diese spielen im Leben eines Tieres, dessen Körper durch die Reibung mit dem Medium allseits Reize erfährt, dem Gesichtsempfindungen wahrscheinlich mangeln, eine bedeutsame Rolle: es läßt sich wohl vorstellen, daß die Fülle lokalisierter Tastwahrnehmungen, welche durch Hunderte von Organen, vor allem am Kopf, in jedem Augenblick der Fortbewegung verändert, dem Tiere zuströmt, genügt, um in ihm eine hinreichend genaue Vorstellung seiner Umgebung zu erwecken, daß es sich seinen Weg im Dunkel mit Sicherheit bahnt. Auch für die Ausführung der Kriechbewegungen im allgemeinen darf die Rolle der Hautsinnesorgane nicht unterschätzt werden; denn »Die Schlange . . . kann sich nicht mehr richtig um meinen Arm ringeln, wenn ich ihr die Bauchhaut wegnehme, von der aus sie die für das Ringeln nötigen regulierenden Empfindungen erhält« (EDINGER, 1909, S. 7).

Nach MAURER (1895, S. 236—237 und S. 311) ist der rein epidermoidale Zustand der Sinnesorgane, wie er bei *Hatteria* zeitlebens besteht, bei *Anguis* embryonal auftritt, ein primitiver. Demnach dürften sich die Sinnesorgane der *Voeltzkowia* vielleicht verhältnismäßig spät, beim Übergang zur grabenden Lebensweise, entwickelt haben.

## II. Corium.

Wir unterscheiden in der Lederhaut der *Voeltzkowia*, von außen nach innen gerechnet, die subepidermoidale Schicht, die dieser

genetisch einzurechnenden Knochenplättchen, das straffe Corium und die subkutane Schicht.

### 1. Subepidermoidale Schicht und Verbindung von Epidermis und Cutis.

Die Bezeichnung subepidermoidale Schicht stammt von MAURER (1895, S. 198); sie ist gleichbedeutend mit LEYDIGS (1872, S. 5) »oberer Grenzschicht«, dem Stratum limitans anderer Autoren und FICALBIS (1888, S. 227—229, 231) *Porzione dermica rilassata*<sup>1</sup>. Nach MAURER (1895, S. 332) wird ihre Grundlage von lockere Bindegewebe geliefert, das in den der Epidermis zunächst gelegenen Teilen durch senkrecht zur Oberhaut aufsteigende Fasern charakterisiert ist, die vielfach mit den Zellen der basalen Epidermisschicht unmittelbar zusammenhängen; diese Schicht ist es, welche durch lokal stärkere Ausbildung die Prominenz der verschiedenen Schuppengebilde hervorbringt; in ihr sind die Knochenplättchen entwickelt, und durch Anhäufung von Pigmentzellen kann sie ganz oder teilweise zu einem Stratum pigmentosum werden. Die Zellen dieser Schicht sind spärlich, verästelt oder rundlich (S. 304).

KRAUSS (1906) hat der Verbindung dieser Schicht mit der Epidermis besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Ausgehend von dem Gedanken RETTERERS, daß auch die Cutis das Produkt der MALPIGHISCHEN Schicht der Epidermis sei, untersuchte er eine größere Anzahl von Sauriern und Krokodilen auf den Zusammenhang von Epidermis und Cutis. Er gelangte zu folgendem eigenartigen Ergebnis: Auf den frühesten Stadien der Ontogenese ist die Epidermis durch ein Häutchen von der Cutis abgegrenzt. Dieses schwindet im Laufe der Entwicklung und die Epidermiszellen drängen gegen die Cutis vor. So entsteht ein zwischen Epidermis und Cutis gelegenes Gewebe zellig-protoplasmatischer Natur, in dem die Zellen verschieden deutlich abgegrenzt sind, und das ohne scharfe Trennung in die Cutis übergeht. In diesem syncytiumartigen Gewebe kommt es zur Ausarbeitung von Bindegewebe. Dieses färbt sich, nach der Tiefe zunehmend stärker, mit Fuchsin, und mit seiner fortschreitenden Entwicklung wird die protoplasmatische Zwischenschicht immer schmaler und kann ganz schwinden.

Nach dem Grade der Umwandlung der protoplasmatischen Zone sind gemäß KRAUSS folgende Typen der Epithel-Cutisverbindung zu unterscheiden. 1) Die Verbindung ist eine rein protoplasmatische.

<sup>1</sup> »Straterello connettivo sottoepidermico« ist bei diesem Autor nur die oberflächlichste Lage unserer subepidermoidalen Schicht.

2) Der Zusammenhang ist ein bindegewebiger, aber die an die basalen Zellen angrenzenden Bindegewebsfasern zeichnen sich durch fehlende oder verringerte Färbbarkeit gegen Collagenfarbstoffe aus. 3) Es besteht eine vollständige collagene Abgrenzung der Epidermis gegen die Cutis, entweder derart, daß der untere Rand der Epidermis arkadenförmig von feinsten Bindegewebsfibrillen eingesäumt wird, wobei aber noch eine darüber gelegene schmale präcollagene Zone vorhanden sein kann; oder so, daß stärkere Grenzfasern da sind, die mit den basalen Epithelzellen in lockerer oder gar keiner Verbindung stehen. Endlich kann 4) der Ursprung der Bindegewebsfasern sich zwischen den Epithelzellen oder innerhalb derselben befinden, was aus dem Hinübergreifen der Fuchsinfärbung in das inter- und intraepitheliale Gebiet hervorgeht. Auch einen Zusammenhang der plasmatischen Epithelfasern (s. S. 655) mit bindegewebigen und elastischen Fasern und protoplasmatischen Ausläufern von Bindegewebszellen konnte KRAUSS feststellen. — Die genetische Deutung dieser Befunde ist nicht ohne Widerspruch geblieben (STUDNICKA, 1909, S. 143—145). —

Die subepidermoidale Schicht der *Voeltzkowia* wird nach oben von der Epidermis, nach unten von den Knochenplättchen begrenzt. Diese letzteren sind ihr genetisch einzurechnen; indessen werden wir sie im Interesse einer übersichtlichen Darstellung gesondert abhandeln (s. S. 687).

Die subepidermoidale Schicht findet sich in typischer Ausbildung nur unter dem Epithel der Schuppenoberfläche. Das Bindegewebe welches, sie vertretend, auf das Epithel der Schuppenunterseite folgt, zeigt nicht die gleich zu schildernden, charakteristischen Merkmale der subepidermoidalen Schicht, sondern besteht aus wenigen Lagen dünner, dem Epithel parallel verlaufender Bindegewebsfasern, die dort, wo das Epithel aufhört (bei *b.*, Textfig. Z), allmählich in das straffe Corium übergehen.

Die subepidermoidale Schicht beginnt auf der Oberseite der Schuppe proximalwärts mit dem Epithel und reicht, bis zur Mitte der Schuppe an Dicke zunehmend, dann wieder abnehmend, distal so weit wie die Knochenplättchen. Hier verliert sie allmählich ihren eigentümlichen Bau und verschwindet da, wo die Schuppe am äußersten Rand einzig aus den beiden Epithelblättern besteht. Sie erweist sich fast ausschließlich aus senkrecht zur Hautoberfläche verlaufenden Bindegewebsfasern zusammengesetzt (Taf. XXIII, Fig. 28). Dieselben sind von gleichbleibender Dicke, leicht hin und her gekrümmt und setzen einerseits an die Oberfläche der Cutisverknöcherungen, anderseits an die basale

Zellschicht der Epidermis an. Die Verbindung mit dem Knochen ist so, daß sie unmittelbar an die zackigen Vorsprünge angreifen oder sich in den kleinen Vertiefungen verankern, oder so, daß sie sich sohlenartig verbreitern, miteinander verschmelzen und eine dem Knochen dicht anschließende Lage bilden. Gegen die Epidermis hin bildet die subepidermoidale Schicht eine scharfe collagene Abgrenzung, in Form einer sehr dünnen Bindegewebslamelle (*G.*), die durch die hier ansetzenden Fasern in spitze Zipfel ausgezogen sind, in welche die basalen Epidermiszellen nachfolgen, offenbar als Wirkung des auf sie ausgeübten Zuges. Die Verhältnisse bei *Voeltzkowia* würden demnach dem dritten Typus der Epidermis-Cutisverbindung von KRAUSS angehören; es ist nach den Angaben dieses Autors der häufigste.

Zwischen den Fasern zerstreut liegen spärliche Kerne, bald rundlich, bald länglich von Gestalt; die Form der zugehörigen Zellkörper vermochte ich nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Außerdem ist die subepidermoidale Schicht von zahlreichen Lacunen durchlöchert, die sich als Blutgefäße und Lymphräume (*L.* Fig. 28, Taf. XXIII) erweisen.

Elastische oder contractile Elemente vermochte ich in der subepidermoidalen Schicht nicht nachzuweisen. Den Eintritt der Nerven konnte ich oft beobachten, aber nicht ihren weiteren Verlauf (s. S. 713).

Das Bindegewebe der subepidermoidalen Schicht und das des straffen Coriums verhalten sich färberisch ziemlich verschieden. Zwar speichern sie beide Säurefuchsin, aber das erste viel schwächer. Auffälliger wird ihr abweichendes Verhalten bei Thionin-Eosintinktion: die subepidermoidale Schicht erscheint bläulich, das straffe Corium dagegen rot.

Dort, wo eine unterschiedliche Färbung von Epidermis und subepidermoidaler Schicht eintritt, z. B. bei Pikrinsäure-Säurefuchsinpräparaten — Epidermis gelb, subepidermoidale Schicht rot —, ist die Trennungslinie dieser beiden eine scharfe; die collagene Färbung greift nicht in das Epidermisgebiet über. Auch tritt ein Abheben der beiden Schichten genau oberhalb der collagenen Grenzlamelle ein.

Zwischen der collagenen Grenzlamelle und den basalen Epidermiszellen ist ein dünner heller Saum kenntlich (Taf. XXIII, Fig. 28).

Die vorstehende Schilderung bezieht sich auf die subepidermoidale Schicht in der Haut des Rumpfes. An Kopfschuppen ist die collagene Grenzlamelle weniger deutlich ausgebildet, so daß die Abgrenzung

von Epidermis und Cutis weniger scharf ist; es schien mir bisweilen, als setzten sich die Fasern in die Epithelzellen hinein fort (Plasmafasern). Im allgemeinen ist ihre Verlaufsrichtung hier nicht so ausschließlich senkrecht zur Oberfläche der Haut wie am Rumpf.

Die subepidermoidale Schicht hat bei den Formen mit Cutisverknöcherungen die Aufgabe, die beiden genetisch verschiedenen Hauptteile der Gesamtschuppe, die Horn- und die Knochen- schuppe, innig miteinander zu vereinigen und zu einem funktionellen Ganzen zu erheben. Die Verlaufsrichtung der Fasern senkrecht zu den zu verbindenden Flächen verhindert, daß bei einer stärkeren Deformation der Schuppen die hornige und knöcherne Komponente infolge ihrer verschiedenen Elastizität voneinander weichen. Zwar sind die einzelnen Fasern dünn, aber dafür überaus zahlreich und an den Enden sicher verankert. Ferner spielt die subepidermoidale Schicht im allgemeinen eine wichtige Rolle bei der Ernährung der Epidermis, deren Stoffverbrauch durch die periodische Bildung der Hornschichten sicherlich kein geringer ist. Daß die Blutcapillaren der subepidermoidalen Schicht ein ziemlich weitmaschiges Netz bilden (s. S. 702—703), jedenfalls nicht die reiche Entwicklung aufweisen, die man bei andern Wirbeltierklassen am gleichen Ort kennt, findet seine Erklärung darin, daß sie einzig den Stoffaustausch mit dem Gewebe, nicht aber mit der Atmosphäre besorgen, weil die Hautatmung bei den Reptilien infolge der bedeutenden Verhornung keine Rolle spielt. Schließlich ist die subepidermoidale Schicht der Hauptträger des Pigmentes; der Verlauf ihrer Fasern und die lymphatischen Hohlräume wirken bestimmend auf das Spiel der Chromatophoren ein, wie MAURER (1895) ausführt. Bei *Voeltzkowia* im besonderen ist diese Funktion die am wenigsten hervortretende, da das Pigment außerordentlich spärlich ausgebildet ist, wie sich aus dem folgenden Abschnitt ergibt.

## 2. Pigment.

Bekanntlich ist die Haut der Eidechsen im allgemeinen reich an Pigment, an Chromatophoren, die bei dem seit alters her beobachteten Farbenwechsel eine wesentliche Rolle spielen. Es ist hier unmöglich, auf die reiche, diesen Gegenstand betreffende Literatur einzugehen, die schon zur Zeit von BRÜCKES (1851) klassischer Untersuchung über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons einen beträchtlichen Umfang aufwies, zumal noch die Fragen über Ursprung und Bedeutung des Pigmentes der endgültigen Lösung harren. Es seien hier nur

einige kurze Hinweise auf die bei Eidechsen gewöhnlich vorhandenen Verhältnisse gegeben.

Das Pigment findet sich in der Haut der Eidechsen ganz überwiegend in der Cutis, und zwar in den lockeren bindegewebigen Schichten (KERBERT 1876, S. 227), also der subepidermoidalen und subkutanen Schicht. Vor allem reichlich ist es in der subepidermoidalen Lage (MAURER 1895, S. 198, 204 und 221), wo es unter Umständen durch seine mächtige Entwicklung als besondere Schicht (*«couche des chromoblastes noirs»* BLANCHARD 1880, S. 15) imponiert. Diese kann sich noch in mehrere Lagen sondern (MAURER 1895, S. 204 und 231; FICALBI 1888, S. 228—229). Ohne näher auf die Frage einzugehen, ob die Pigmentveränderung durch amöboide Beweglichkeit der Zellen oder nur durch Wandern von Pigmentkörnchen in dem starren, verästelten Zellkörper stattfindet, sei doch erwähnt, daß die Fortsätze der Zellen fixierte Bahnen, Lücken im Gewebe, einhalten (MAURER 1895, S. 204), und daß vielleicht auch glatte Muskelzellen auf die Chromatophoren einwirken (S. 231). Dort, wo Knochenschuppen in der Haut entwickelt sind, finden sich die Pigmentzellen sowohl auf ihrer oberen, der subepidermoidalen Schicht zugekehrten Seite als auch auf ihrer Unterseite in dem die Schuppen umhüllenden Bindegewebe (LEYDIG 1868; BATELLI 1880, Tab. XXXV, Fig. 18). Die Pigmentkörnchen der Zellen sind in der Regel entweder schwarz oder gelblichweiß (weißes, guaninhaltiges Pigment LEYDIGS).

Aus der subepidermoidalen Schicht gelangt Pigment in die Epidermis, indem die Zellen ihre Fortsätze in die Intercellularlücken entsenden (TODARO 1878, S. 1101, Tab. IX, Fig. 31; KRAUSS 1906, S. 333, *Lacerta agilis*, *algiroides* und andre Formen): dies kann zu einer Pigmentanhäufung in den Epithelzellen selbst führen (MAURER 1895, S. 205). Auch ganze Pigmentzellen sind in der Epidermis, vor allem in embryonaler Zeit, gefunden worden, welche aus der Cutis dorthin ausgewandert sind (KERBERT 1876, S. 239). Nach KRAUSS (1906, S. 340) besteht bei *Lacerta vivipara* ein intraepitheliales Pigmentnetz, das nicht mit dem tiefer gelegenen der Cutis zusammenhängt.

Schon oben (S. 610) wurde auf die außerordentliche Pigmentarmut in der Haut der *Voeltzkowia* hingewiesen, wie sie sich schon in der auffällig hellen Färbung für die Betrachtung mit unbewaffnetem Auge darbietet; ebenso wurde der Verteilung des Pigments in den verschiedenen Körperregionen gedacht. Eine mikroskopische Untersuchung einzelner Schuppen bestätigt dies: in den meisten Schuppen

der Bauchseite ist von Pigment keine Spur zu beobachten, dagegen findet es sich in geringem Maße in den Schuppen des Rückens durchweg in der Anordnung, wie es Textfig. B zeigt. Die Hauptansammlung des Pigments liegt in der Gegend der distalen Enden der proximalen Längsplättchen, und zwar ist eine gruppenweise Anhäufung des Pigments entsprechend den darunter gelegenen Knochentäfelchen unverkennbar. Von hier aus breitet es sich nach dem Schuppenfuß und dem freien Rand zu, allmählich schwächer werdend, aus; es reicht proximal soweit Epithel die Schuppen bekleidet, distal dagegen bleibt es weit vom freien Rand der Schuppe entfernt und geht auch nicht auf ihre Unterseite über. Die Gegend der Eckplatten ist pigmentfrei.

Das Pigment erscheint bei durchfallendem Licht gelblichbräunlich und irisiert bei auffallendem Licht nicht; es besteht aus sehr kleinen, schwach gefärbten Körnchen. Diese erwecken gewöhnlich an Totalpräparaten einzelner Schuppen den Eindruck, als ob sie diffus im Gewebe zerstreut wären, nicht bestimmten Zellen angehörten. Indessen beobachtet man doch hier und da einzelne, wenig verästelte Chromatophoren. Auch sind in der anscheinend diffusen Pigmentmasse vielfach rundliche, pigmentfreie Lücken bemerkbar, die den Stellen entsprechen, an denen die Kerne der Chromatophoren liegen.

Aus Schnitten ergibt sich, daß das Pigment sich in der subepidermoidalen Schicht befindet und meist eine Anordnung in feine, normal zum Epithel gerichtete Stränge zeigt, die unzweifelhaft durch die senkrecht zur Fläche der Haut verlaufenden Fasern dieser Schicht bedingt sind. Auch MAURER (1895, S. 206) glaubt, daß die Bindegewebsfasern der subepidermoidalen Schicht zum Teil zu Pigmentzellen in Beziehung stehen, insofern sie die Bahnen bilden, auf welchen die Fortsätze der Pigmentzellen zur Oberhaut emporsteigen. Ein Eindringen des Pigments in die Epidermis konnte ich bei *Voeltzkowia* nie beobachten; es ist auch bei der starken Ausbildung des collagenen Grenzlamelle schwer zu verstehen, wie das Pigment diese durchdringen sollte; man müßte hierfür schon präformierte Öffnungen annehmen. Die Menge des Pigments ist eine so geringe, daß von einem Stratum pigmentosum im allgemeinen keine Rede sein kann. Auf Schnitten konnte ich deutliche Pigmentzellen nur in der Haut des Kopfes erkennen, sie entsenden wenige Ausläufer zur Epidermis hin und besitzen einen runden Kern.

Ganz vereinzelt fand ich eigenartige Pigmentzellen an Totalpräparaten von Hautstücken, von denen die Schuppen entfernt waren. Soweit es sich beurteilen ließ, liegen diese Zellen in den

obersten Schichten des straffen Coriums. Fig. 29, Taf. XXIV stellt ein solches Gebilde dar. Das Pigment ist so feinkörnig und schwach gefärbt, daß es erst bei stärkeren Vergrößerungen deutlich wird; an den mit Thionin behandelten Präparaten zeigte es einen grünlichblauen Farbenton. Die Ausläufer dieser Zellen sind spärlich, wenig verästelt und im wesentlichen von gleichbleibender Dicke, sie halten sich in einer Ebene parallel zur Oberfläche der Haut. Der runde Kern färbte sich schwach blau.

Meines Wissens sind derartige Zellen bei Reptilien noch nicht beschrieben. Ich glaube, daß diese Elemente mit den von SCHUBERG (1903, S. 276) vom Axolotl geschilderten »farblosen Pigmentzellen« identisch sind. Hier finden sich diese Zellen in der äußeren Partie der mittleren Coriumlage des Rumpfes und bilden durch Verschmelzen ihrer Ausläufer ein Netz. Die Ausläufer sind breiter als diejenigen der meisten Bindegewebszellen und verzweigen sich seltener als diese ganz fein. Die Körnchen färbten sich mit Thionin grauviolett. SCHUBERG betrachtet diese Zellen als eine Modifikation der gewöhnlichen Pigmentzellen, deren Granula den Farbstoff entbehren. Daß dies möglich ist, zeigte REINKE, dem es gelang (s. SCHUBERG, S. 282) die Körnchen in den Pigmentzellen des parietalen Bauchfells bei Salamanderlarven durch Wasserstoffsuperoxyd zu entfärben und ihr zurückbleibendes Substrat nachträglich wieder mit Anilinfarben zu tingieren.

Mir scheint, daß eine gleiche Deutung der eigenartigen Pigmentzellen bei *Voeltzkowia* nahe liegt.

### 3. Knochenplättchen.

Von den vielen, in der Literatur über Cutisverknöcherungen der Eidechsen (s. Anm. S. 611) vorliegenden Angaben gehen nur verhältnismäßig wenige genauer auf die histologische Seite dieser Gebilde ein.

LEYDIG (1868, S. 72) berichtet von *Anguis*, daß man bei gehöriger Vergrößerung nicht nur in den Schuppen echte, strahlige Knochenkörperchen sieht, sondern bei Einstellung des Focus auf die Oberfläche in Form einer feinen, aber scharfen Punktierung die Löchelehen erblickt, womit sich die Strahlen der Knochenzellen nach außen öffnen; auch bei *Gongylus* erkannte LEYDIG (S. 75) in den Knochentäfelchen deutliche Knochenkörperchen. Derselbe Forscher definiert (1872, S. 16) die Knochenschuppe als ein Stück verkalkter Lederhaut, das noch unverkalktes Bindegewebe nach Art einer weichen Rinde umgibt; schon früher hatte er darauf hingewiesen (1868, S. 71 und 75), daß die Schuppe nicht unmittelbar unter der Epidermis liegt, sondern allseits

von Bindegewebe umgeben ist; indessen wendet er sich gegen den Ausdruck (1872, S. 16), »daß die Knochentäfelchen in eignen Taschen der Oberhaut stecken«. In betreff der Verbindung der Teilplättchen zur Mosaikschuppe bei *Gongylus* bemerkt LEYDIG (1868, S. 76), daß das Bindegewebe in den ziemlich breiten Lücken zwischen den Tafeln (im proximalen Teil der Schuppe, s. S. 616) noch einen festeren cylindrischen Strang entwickeln kann, der seine besonderen Querlinien und elastischen Elemente habe.

Nach CARTIER (1872, S. 19) finden sich auch in den Knochenplättchen der Geckotiden Knochenkörperchen. Gemäß der Angabe dieses Autors liegen die Verknöcherungen als unregelmäßig rundliche Scheiben dicht unter der pigmentierten Zone, welche unmittelbar an die Cylinderzellenschicht der Epidermis anstößt.

KERBERT (1876, S. 225—226) teilt von den Knochentafeln in der Haut von *Anguis* und *Pseudopus* mit, daß sie in der lockeren Bindegewebsmasse der oberen Grenzschicht liegen, allseits eng von Bindegewebe umhüllt, das auch die Markkanäle durchdringt. Bei *Pseudopus* kann man von einer Substantia spongiosa reden, welche in der Mitte, nach der oberen Fläche des Knochen zu liegt, während die Substantia dura mehr an der unteren Fläche sich befindet. Bei beiden Formen fand KERBERT »die schönsten Knochenkörperchen mit deutlichen Knochenzellen und Knochenkanälchen«.

LEYDIG (1876, S. 195) griff CARTIERS Untersuchungen der Knochenplättchen der Geckotiden wieder auf. »Indem wir auf ihren Bau Rücksicht nehmen«, sagt er, »erblicken wir sofort echte Knochenkörperchen mit kreisförmiger Lagerung; außerdem eine konzentrische Schichtung und radiäre Streifung, letztere wohl herrührend von der Menge und Richtung der feinsten Ausläufer der Knochenzellen . . . . . Wenn man genau zusieht, zeigt sich als etwas Durchgreifendes, daß nur die Mitte der Einzelschuppen Knochenkörperchen besitzt, hingegen die Rinde diese Elemente nicht mehr aufweist. Letztere geht in eine warzige Oberfläche aus. . . . . Man kann sich dies so erklären, daß der Kalk, jetzt nicht mehr unter der unmittelbaren Herrschaft der Zellen oder Knochenkörperchen stehend, nur den rein physikalisch-chemischen Gesetzen folgt und daher hier in der Haut des Reptils in der gleichen Weise die Abscheidung erzeugt, wie draußen in der Tropfsteinhöhle.«

TODARO (1878, S. 1101—1102) untersuchte die Cutisverknöcherungen von *Ascalabotes mauritanicus* und *Seps* auf die histologischen Verhältnisse. Diejenigen von *Ascalabotes* lassen einen centralen Kern

von einer granulierten Grundsubstanz erkennen, die kleine Knochenkörperchen enthält. In dem centralen Kern endigen, strahlig geordnet, die Bindegewebsbündel, welche die Schuppentasche durchsetzen und den peripheren Teil der knöchernen Schuppe bilden, innerhalb denen sie den SHARPEYSchen Fasern der Knochen der Säugetiere analog betrachtet werden können. Bei *Seps* entspricht die Schuppentasche dem Periost. Hier sind die Schuppen in ihrer ganzen Ausdehnung von einer körnigen Grundmasse gebildet, in der verästelte Knochenkörperchen zerstreut sind.

Nach BATELI (1880, S. 359) haben die Hautknochen von *Anguis* denselben Bau wie normale Knochen anderer Tiere, speziell die Skeletknochen der gleichen Form; sie sollen im (Stratum limitans inferius =) straffen Corium liegen! (S. 352.)

LWOFF (1884, S. 333) beschreibt Verknöcherungen in der Haut des Schwanzkammes von *Hatteria* als kleine, schon mit bloßem Auge sichtbare Körnchen, die im Durchschnitt als rundliche oder ovale Platten erscheinen. Manchmal ist die Verknöcherung noch nicht vollendet: die Substanz der Platte wird noch gleichmäßig mit Karmin gefärbt, und die Knochenkörperchen gleichen den sternförmigen Zellen des Bindegewebes; neben der Peripherie der Platte sind spindelförmige Zellen des Bindegewebes bemerkbar, so daß hier der Übergang der Zellen des Bindegewebes in Knochenkörperchen deutlich zu sehen ist.

MAURER (1895, S. 206) glaubt bei *Lacerta* noch die Andeutung einer Coriumschuppe zu finden. Über der straffen Lederhaut, in der Mitte oder dem hinteren Rande der Schuppe genähert, zeigt sich ein Gewebekomplex, welcher wohl keine andre Deutung zuläßt. Hier finden sich in einem kugeligen Bezirk zusammengeballte Zellen, welche zum Teil Pigmentschollen enthalten. Zwischen diesen Zellen finden sich Fasern, die ebenfalls kreisförmige Züge darstellen. Der Bezirk ist gut begrenzt in der subepidermoidalen Schicht eingelagert.

Recht genau beschreibt KRAUSS (1906, S. 335—336) die Histologie der knöchernen Mosaikschuppe von *Gongylus ocellatus*. Am Totalpräparat ist zu erkennen, daß die Täfelchen an der Seite der bindegewebigen Septen, welche die Knochenplättchen verbinden, nahe dem inneren Rande deutlich lamellöse, dem Rand parallel verlaufende Streifen und große, in zwei Längsreihen geordnete Knochenkörperchen besitzen. Im übrigen Teil der Schuppe sind die Knochenkörperchen mehr unregelmäßig gelagert. Auf Schnitten erkennt man in kleinen Ausbuchtungen des wellig verlaufenden oberen Randes des Knochenplättchens richtige Osteoblasten. Die Knochenplättchen zeigen einen

verschiedenen Grad der Verknöcherung; man findet alle Abstufungen zwischen osteoidem und Knochengewebe. Das osteoide Gewebe der Platten besteht größtenteils aus senkrecht nach der Oberfläche in dickeren Bündeln aufstrebenden Fasern, welche an vielen Stellen auseinander weichen, um querverlaufende Fasern durchzulassen; auch finden sich in ihnen hier und da kleine, eckige Hohlräume, in welchen Knochenzellen liegen. Die Knochenplättchen, welche reines Knochengewebe haben, färben sich mit Hämatoxylin-VAN GIESONscher Färbung bläulich, während die osteoiden Partien mehr eine rötliche Bindegewebsfärbung annehmen. Die bindegewebigen Septen, welche die Plättchen voneinander trennen, führen Blutgefäße ebenso wie die HAVERSSchen Räume, welche die Knochenplättchen durchsetzen. Die Knochenplättchen besitzen eine dem oberen Rand parallel verlaufende lamelläre Streifung.

OTTO (1908, S. 239) konnte durch Ungunst des Materials nur wenig auf die histologischen Verhältnisse eingehen. Die Knochenschuppen von *Anguis* und *Tarentola* liegen nach ihm dicht unter der pigmentierten Zone in den obersten Lagen der Cutis. Dieser Autor legt besonderen Nachdruck darauf, daß die Knochenzellen nicht etwa dem Umriß der einzelnen Mosaikplättchen, sondern dem Umriß der ganzen Knochenschuppe parallel laufen (S. 209), welche Anordnung für die Tatsache spreche, daß die Mosaikplatten durch sekundäre Spaltung aus der ursprünglichen, einheitlichen Knochenplatte entstanden gedacht werden müssen (S. 246). —

Untersucht man einzelne Schuppen oder isolierte Knochenplättchen von *Voeltzkowia*, so wird man leicht die Knochenkörperchen gewahr, wenn sie mit Luft erfüllt sind. Von ihrem centralen Körper geht eine Anzahl von Ästen aus, die sich weiterhin in immer feinere Verzweigungen aufsplintern, so daß infolge des Anastomosierens der Ausläufer der verschiedenen Knochenkörperchen ein sehr engmaschiges, äußerst feines, die Knochenmasse durchsetzendes Kanalsystem zustande kommt. Dasselbe läßt sich nur stellenweise beobachten, da die Luffüllung in unregelmäßiger Weise eintritt; schwieriger noch ist es auf Schnitten zu sehen; hier kann man meist nur die centrale Partie der Knochenkörperchen mit einigen Hauptästen erkennen. Die Verästelung vollzieht sich vorwiegend in einer Ebene, die der Oberfläche der Täfelchen parallel ist; in dieser Ebene sind auch die centralen Partien der Knochenzellen abgeflacht, wie sich aus Schnitten ergibt.

Was die Anordnung der Knochenkörperchen betrifft, so bedarf der von OTTO aufgestellte Satz, daß ihr Längsdurchmesser (oder

die Verlaufsrichtung ihrer Hauptäste) dem Umriß der ganzen Knochen-  
schuppe, nicht dem der einzelnen Mosaikplättchen parallel ziehe  
(wenigstens für *Voeltzkowia* [und *Zonosaurus*, siehe auch *Gongylus* bei  
KRAUSS]) einer Berichtigung: nur am Schuppenfuß, im Bereiche  
des Saumes, der an einer isolierten Schuppe von der Epidermis nicht  
bedeckt wird, ist eine augenfällige Anordnung der Knochenzellen  
parallel dem Rand der Gesamtschuppe vorhanden. Im übrigen dagegen  
ist ihre Beziehung zum Umriß der ganzen Schuppe wenig deutlich;  
vielmehr sind im allgemeinen die Längsdurchmesser der Kno-  
chenzellen in der Längsrichtung der Mosaikplättchen an-  
geordnet. Dies ist vor allem gut in den distalen Täfelchen zu erkennen:  
ganz sicher besteht keine Parallelität der Längsdurchmesser der Knochen-  
zellen mit dem distalen Rand der ganzen Schuppe. Bei *Zonosaurus*  
konnte ich mit Gewißheit beobachten, daß von dem beschriebenen  
proximalen Saum eines Mosaikplättchens Züge von Knochenzellen  
nicht — unterbrochen vom Teilspalt — zum nächsten Plättchen zogen,  
sondern, am Teilspalt angelangt, umbogen und am Rand der Längs-  
seite des Täfelchens hinabließen, so daß hier eine dem Einzel-  
täfelchen entsprechende Verteilung der Knochenkörperchen  
besteht, die ja auch der Genese dieser Mosaikschuppen entsprechen würde  
(s. S. 642—643). Ob man allerdings die Mosaikschuppen der Gerrho-  
sauriden mit denen der Scincoiden auf eine Stufe stellen darf, ist zweifel-  
haft. Bei den viel kleineren Mosaikplättchen von *Voeltzkowia* habe ich  
mich am Totalpräparat nie mit Deutlichkeit hiervon überzeugen können;  
aber an Schnitten ist mir manchmal am Rand der Mosaiktäfelchen, der  
dem Teilspalt zugewandt ist, eine einfache Reihe winziger, ziemlich  
dicht aneinander liegender Kerne aufgefallen, die sich als Querschnitte  
durch Knochenzellen herausstellten, so daß auch hier ein dünner Saum  
mit längs dem Rand eines Mosaiktäfelchens geordneten Kno-  
chenkörperchen bestehen würde (*Kz*<sup>1</sup>, Fig. 32, Taf. XXIV).

Die Cutisverknöcherungen der *Voeltzkowia* liegen unmittelbar unter  
der subepidermoidalen Schicht und grenzen mit ihrer unteren Fläche an  
die straffe Lederhaut.

Bei starken Vergrößerungen zeigen sie auf Schnitten eine Zu-  
sammensetzung aus drei Schichten, die sich färberisch ver-  
schieden verhalten; am deutlichsten waren die Unterschiede an Prä-  
paraten, die mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Pikrinsäure tingiert  
waren; sie ließen sich aber auch an andern, z. B. mit Thionin-Eosin,  
DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G, Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure-  
Säurefuchsin behandelten, allerdings weniger gut, bemerken. Am

ausgeprägtsten sind die Schichtungsverhältnisse dort, wo der Knochen am dicksten ist, also an den Stellen, wo proximale und distale Längsplättchen zusammenstoßen (Taf. XXIV, Fig. 30 u. 31).

Die oberste Lage des Knochens (*o. S.* Fig. 30, 31, Taf. XXIV), die an die subepidermoidale Schicht angrenzt, besteht aus leicht gewellten, übereinander geschichteten Lamellen, die der Oberfläche des Täfelchens parallel verlaufen. An den Enden der Knochenplättchen, wo die Verbindung der proximalen und distalen stattfindet, biegen die Lamellen rechtwinkelig um; hierbei lockern sie sich oft etwas, so daß feine Spalträume zwischen ihnen sichtbar werden. Umgeknickt reichen die Lamellen ungefähr bis zur halben Dicke des ganzen Knochens hinab und endigen hier ziemlich scharf abgesetzt gegen die unterste Knochenschicht (*u. S.*). Kerne sind in dieser Schicht nicht zu beobachten. An Thionin-Eosinpräparaten hebt sich diese Schicht als blauer Saum deutlich von den beiden andern, rot gefärbten, ab.

Die mittlere Lage des Knochens (*m. S.*) ist gut gegen die obere, weniger bestimmt gegen die untere abgesetzt. Sie erscheint im Vergleich zur erst beschriebenen homogen. In ihr liegen, etwas geschrumpft, in Höhlungen der Knochenmasse die Knochenzellen (*Kz.*). Diese Schicht reicht nicht bis zur Verbindungsstelle von proximalen und distalen Längsplättchen, sondern endet abgerundet da, wo die Lamellen der oberen Schicht umzubiegen beginnen.

Die untere Schicht des Knochens (*u. S.*) ähnelt etwas der oberen, indem sie eine der Oberfläche parallel gehende Streifung zeigt; sie schließt sich aber in ihrem färberischen Verhalten mehr der mittleren an. Wie die obere nach abwärts, so biegt die untere Lage um das Ende der mittleren herum sich nach aufwärts und grenzt daher am Ende der Täfelchen eine Strecke weit unmittelbar an die obere.

Einen Übergang der beiden Schichten an dieser Stelle konnte ich nicht erkennen; vielmehr schienen die beiden immer mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzt.

Während die drei Schichten an der geschilderten Stelle annähernd von gleicher Mächtigkeit sind, ändert sich beim Abnehmen der Gesamtdicke des Knochens das Verhältnis sehr bald zu ungunsten der oberen Schicht; sie nimmt in einiger Entfernung von der Verbindungsstelle der verschiedenen Plättchen beträchtlich an Dicke ab, um sich dann gleichmäßig gegen das andere Ende des Plättchens hin zu verjüngen; sie erreicht dieses nicht ganz, sondern schwindet schon vorher. Die beiden andern Schichten verdünnen sich gleichmäßig, proportional der sich verringernden Dicke des ganzen Knochens; dabei wird ihre

Sonderung undeutlicher, unterbleibt schließlich und das ganze Plättchen zeigt auf dem Querschnitt eine Streifung parallel zu seiner Oberfläche.

Das Profil des Knochens ist, wenigstens in der Nähe der Teilspalte, nicht glattrandig, sondern erscheint durch kleine höckerige Unregelmäßigkeiten auf der oberen Seite gezackt. Hier setzen die Fasern der subepidermoidalen Schicht an. Die Unterseite der Knochtäfelchen ist wesentlich glatter.

Dicht dem Knochen angeschmiegt, liegen kleine plattgedrückte Kerne, die wohl als Osteoblasten zu deuten sind (vgl. KRAUSS 1906; LWOFF 1885). Besonders gut sind sie an dem Teil der Knochenplättchen zu erkennen, der bei einer ausgezupften Schuppe vom Epithel unbedeckt erscheint; hier sind die Kerne größer und länger gestreckt (O., Fig. 33 Taf. XXIV).

Ohne Zweifel ist das verschiedene färberische Verhalten der Knochen-schichten der Ausdruck einer verschiedenen Verkalkung der einzelnen Lagen. Echter Knochen, charakterisiert durch verästelte, miteinander anastomosierende Knochenzellen, stellt nur die mittlere Lage dar. Die obere und untere Lage sind in weniger hohem Grade verkalkt, osteoid. Dabei ist sehr bemerkenswert, daß die beiden letzten Schichten den Farbenton der angrenzenden bindegewebigen Lagen annehmen, nämlich die obere Schicht den der subepidermoidalen, die untere den des straffen Coriums. So erscheint an Thionin-Eosinpräparaten die subepidermoidale Schicht und die obere Lage des Knochens blau, die untere Lage und das straffe Corium dagegen rot, gleichsam als ob Teile dieser Schichten zur Verstärkung des Knochens herangezogen worden wären.

Die Schilderung der Schichtungsverhältnisse des Knochens bezieht sich zunächst auf die Rumpfschuppen; indessen verhält es sich bei den Kopfschuppen ebenso, wenn man von geringfügigen, durch die Form der Knochenplättchen bedingten Modifikationen absieht.

Betrachten wir nunmehr die Verbindung der Mosaiktäfelchen in den Teilspalten (Fig. 30, 31, Taf. XXIV). Schon bei der Untersuchung ganzer Schuppen erscheinen die Teilspalte quer in ihrer Längsrichtung gestreift, was vor allem deutlich an ihren erweiterten Stellen am Schuppenfuß zu sehen ist (vgl. LEYDIG)<sup>1</sup>. Schaut man genau zu, so wird man gewahr, daß diese Streifung sich eine Strecke weit in die Knochenplättchen fortsetzt. Diese Verhältnisse finden auf Schnitten

<sup>1</sup> Merkwürdigerweise sind die Teilspalte in den Textfiguren von OTTO (1908) in der L ä n g s r i c h t u n g gestreift dargestellt. Da diese Abbildungen auf histologische Einzelheiten nicht eingehen, dürfte es sich wahrscheinlich nur um eine willkürlich gewählte Art der Schraffierung handeln.

ihre Erklärung: die einzelnen Mosaikplättchen sind durch straffe, derbe Bindegewebsfasern (*F.*, Fig. 30, 31, Taf. XXIV) miteinander verbunden, die, den Raum des Teilspaltes durchsetzend, in die untere Lage des Knochens eindringen und bis zu der mittleren reichen. Soweit diese Fasern sich im Teilspalt befinden, zeigen sie dieselbe färbereiche Reaktion wie diejenige des straffen Coriums, sind z. B. in mit Säurefuchsin gefärbten Präparaten leuchtend rot, in mit Pikrinsäure behandelten blaßgelb. Beim Eintritt in die untere Schicht des Knochens ändern sie ihre Färbung, indem sie, hier verkalkt, die Tinktion der osteoiden Masse annehmen. Sie erscheinen aber bei bestimmten Färbungen (Taf. XXIV, Fig. 30) dunkler als die Grundmasse des osteoiden Gewebes, vor allem kurz nach dem Eintritt in den Knochen; auf ihrem weiteren Verlauf sind sie weniger intensiv gefärbt und nehmen etwas an Dicke ab. Im ganzen ist die Richtung der Fasern im Teilspalt eine wagerechte, während sie im Knochen sanft bogig nach oben gekrümmt sind. Im Teilspalt liegen zwischen den Fasern stets einige längliche Kerne; dort wo die Fasern nach oben aufhören, in der Höhe der oberen Knochenschicht, lassen sich mehr rundliche Kerne beobachten. Deutliche Blutgefäße habe ich nie im Teilspalt gesehen (vgl. dagegen KRAUSS). Bisweilen blättert der Knochen an der Eintrittsstelle der Fasern etwas auf und man kann alsdann die geschilderten Verhältnisse leicht beobachten (Fig. 31, Taf. XXIV).

Gemäß dem Gesagten fehlt an den Stellen, wo proximale und distale Längsplättchen zusammenstoßen, eine Verbindung in der oberen Hälfte des Knochens; hier berühren sich die umgeknickten Lamellen der oberen Knochenschicht ohne jede Verknüpfung. Da nun der Knochen in seinen unteren Schichten gegen den Teilspalt zurücktritt, so daß die beiden Plättchen einen von den verbindenden Fasern ausgefüllten, im Schnitt dreieckigen, dachförmigen Raum begrenzen, so ist eine Verbiegung der Schuppe in longitudinaler Richtung auf den Körper zu möglich: alsdann erweitert sich der Spalt zwischen den oberen Schichten des Knochens. Eine Verbiegung im umgekehrten Sinne dagegen stößt auf großen Widerstand: die oberen Schichten des Knochens werden gegeneinander gepreßt, während die unteren infolge der verbindenden Fasern dieser Verbiegung widerstehen.

Etwas anders ist die Verbindung der gleichartigen proximalen (bzw. distalen) Längsplättchen untereinander im distalen Teil der Schuppe, wie sie sich auf einem transversal geführten Querschnitt durch die Haut darbietet (Fig. 32, Taf. XXIV): hier verbinden die Fasern die

Knochenplättchen in ihrer ganzen Dicke, so daß eine Verbiegung der Schuppe nur auf Grund der Dehnbarkeit dieser Bündel möglich ist, nach welcher Richtung sie auch gehen mag.

Abgesehen von den Fasern in den Teilspalten sind die Mosaikplättchen durch ein bindegewebiges Band zusammengehalten, das dem Außenrand des Schuppenfußes entlang läuft und die Eckplatten seitlich eine Strecke weit begleitet. Schon an einzelnen gefärbten Schuppen ist es sehr deutlich zu erkennen und durch seinen Farbenton von den Verbindungsfasern der Teilspalte unterschieden. Noch besser überzeugt man sich von seiner Gegenwart auf Schnitten längs durch den Schuppenfuß (Fig. 33, Taf. XXIV): es besteht aus einem bindegewebigen, kernreichen Saum (*B.*), der in der Mitte der Schuppe vor allem auf der Oberseite der Knochenplättchen (*K.*) hinzieht, mehr seitlich breiter wird und über die Fläche des Knochens frei vorsteht.

Die physiologische Bedeutung der Knochenplättchen ist natürlich der Schutz, den sie durch die Verstärkung des Integumentes gewähren.

#### 4. Straffes Corium.

Mit MAURER (1895, S. 232) bezeichnen wir die auf die subepidermoidale Schicht folgende Lage der Cutis als straffes Corium. Es entspricht LEYDIGS (1872, S. 5) Grund- oder Hauptmasse, BATELLIS (1880, S. 351) *Stratum limitans inferius*, BLANCHARDS (1880, S. 21) *Couche dermique profonde*, FICALBIS (1888, S. 230) *Strato di connettivo fascicolato* (porzione dermica fascicolata, S. 232).

LEYDIG (1872, S. 9, 1873, S. 77) unterschied bekanntlich in der Lederhaut der Reptilien (und Amphibien) drei Hauptschichten: die aus einer Anzahl derber, wagerechter Lagen bestehende Grundmasse und die beiden, jene nach oben und unten abschließenden lockeren Grenzschichten. Die obere und untere Grenzlage stehen durch senkrechte Züge miteinander in Verbindung, welche die Grundmasse durchsetzen und denen sich auch Fasern der Querlagen anschließen. Bei den heimischen Eidechsen sind die senkrechten Züge sehr zahlreich, so daß das mikroskopische Bild eines senkrechten Schnittes sich darbietet als wellenförmige wagerechte Linien, fortwährend unterbrochen durch senkrechte Striche.

Die meisten späteren Untersucher (KERBERT, BATELLI) bestätigen diese Darstellung LEYDIGS, ohne ihr wesentlich Neues hinzuzufügen. Ausführliche Berücksichtigung dagegen findet das straffe Corium bei BLANCHARD (1880, S. 21—26). Nach seinen Angaben besteht es bei

*Lacerta ocellata* im wesentlichen aus Bindegewebsfasern, die zueinander und der Oberfläche der Haut parallel und in mehr oder weniger zahlreichen Schichten übereinander gelagert sind. Die senkrecht aufsteigenden Züge stammen nach BLANCHARD nicht aus dem subkutanen Gewebe, sondern einzig aus dem straffen Corium selbst: es sind Fasern der wagerechten Lagen, die zu je zwei von ihrer ursprünglichen Richtung rechtwinkelig abbiegen und innig miteinander verschmelzen. Diese senkrechten Fasern verleihen der Haut auf dem Schnitt ein feingewelltes Aussehen. (Außerdem machen sich im straffen Corium noch größere wellenartige Verbiegungen bemerkbar; an den Stellen, wo die Haut Schuppen [Tuberkelschuppen] bildet, indem sich das straffe Corium in der Mitte jedes Tuberkels nach der Außenseite der Haut vorwölbt.) Unter dem Centrum einer jeden Schuppe finden sich aber auch Fasern, die aus der subkutanen Schicht aufsteigen, Nerven und Gefäße mit sich führen und das straffe Corium durchsetzen; sie unterscheiden sich von den erwähnten andern senkrechten Zügen durch ihre Struktur. In der Haut des Schwanzes beobachtete BLANCHARD eine Spaltung der straffen Lederhaut in zwei Lagen (feuillet inférieur, feuillet supérieur) durch eine mittlere, lockere Zone (zone intermédiaire), die überaus reich an Blutgefäßen, Lymphräumen und Nerven ist; in ihr fanden sich meist braune, kugelige Gebilde, deren zellige Natur zweifelhaft erschien.

Nach MAURER (1895, S. 232) besteht das straffe Corium aus Lamellen, deren jede aus parallel verlaufenden Fasern besteht. Die Faserbündel der benachbarten Lamellen kreuzen sich immer rechtwinkelig. Das straffe Corium erhält sich sehr gleichmäßig und beteiligt sich nur durch eine geringe Erhebung an der Schuppenbildung.

Nach FICALBI (1888, S. 283, Taf. VI, Fig. 14) dagegen dringt es bei Schlangen wie die andern Schichten der Cutis in den freien Rand der Schuppe ein.

OSAWA (1896, S. 578) macht genauere Angaben über den Faserverlauf in dem straffen Corium von *Hatteria*. Senkrecht und wagerecht verlaufende Züge sind zu unterscheiden; die letzten sind zweierlei Art: einmal verlaufen die Züge in der Richtung von rechts nach links, dann von vorn nach hinten. —

Das straffe Corium der *Voeltzkowia* bildet eine dünne ( $8\mu$ ), aber feste Schicht, die nach außen durch die Knochenplättchen sehr scharf von der subepidermoidalen abgesetzt ist, nach innen an das subkutane Gewebe grenzt. Eine gute Vorstellung seines Baues gewinnt man an Totalpräparaten der Haut, die von den Schuppen befreit mit

einem Bindegewebsfarbstoff, etwa Säurefuchsin, tingiert ist. Sie zeigen das Bild (Taf. XXIV, Fig. 34) von straffen, derben Bindegewebsfasern, die in verschiedenen Lagen übereinander geschichtet sind. Die Fasern der einzelnen Lagen laufen parallel zueinander; dagegen wechselt die Verlaufsrichtung von einer Lage zur andern so, daß die Fasern benachbarter Lagen sich unter einem Winkel kreuzen, der demjenigen gleich ist, unter dem die Schrägzeilen der Schuppen sich schneiden; hierauf wurde schon früher hingewiesen (s. S. 630). Daß es sich nicht um eine Durchflechtung der Fasern innerhalb einer Schicht handelt, sondern daß die Verlaufsrichtung nur von Lage zu Lage sich ändert, kann man schon deutlich bei starker Vergrößerung erkennen, indem je nach der Einstellung bald die nach der einen, bald nach der andern Richtung parallelen Fasern sichtbar werden. Zur Gewißheit wird dies bei der Untersuchung von Schnitten; meist zwar liegen die Lagen des straffen Coriums so dicht aufeinander, daß sie im Querschnitt den Eindruck einer einheitlichen Schicht machen. Aber an manchen Stellen (Taf. XXIV, Fig. 35) erkennt man sehr gut, wie längs- und querverlaufende Bündel miteinander abwechseln. Der ganze Bau des straffen Coriums ist ein außerordentlich regelmäßiger.

Kehren wir zunächst zur weiteren Betrachtung der Ansicht am Totalpräparat zurück. Die Fasern einer Schicht verlaufen gerade oder nur leicht gewellt; eine stärkere wellenförmige Verbiegung ist wohl auf Kosten der Präparation zu setzen, indem die Haut beim Lostrennen von ihrer Unterlage, auf die sie, leicht elastisch gedehnt, befestigt ist, sich etwas verkürzt. Hier und da klaffen die Fasern einer Lage etwas, so daß dadurch gröbere Bündel entstehen. Die einzelnen Fasern lassen sich auf sehr weite Strecken verfolgen. Sie zeigen die Neigung, sich in feinere Fasern aufzuspleißen, so daß sich schwer eine mittlere Faserdicke angeben läßt. An den Abdrucklinien, wo die Haut eine scharfe Knickung senkrecht zu ihrer Fläche erfährt, ist es auch im Totalpräparat möglich, die Fasern auf dem Querschnitt zu beobachten, natürlich nur die Fasern der Schichten, welche der betreffenden Abdrucklinie nicht parallel laufen; hier gewinnt man den Eindruck, daß die Fasern im Querschnitt nicht rund, sondern parallel zur Fläche der Haut abgeplattet sind. Daß die Fasern an den Abdrucklinien keine Unterbrechung erleiden, sondern sich fortsetzen, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man die erwähnten größeren Bündel ins Auge faßt: sie verlaufen jenseits der Abdrucklinie in derselben Breite weiter. Überhaupt begegnet man Endigungen der Fasern nie.

Senkrecht aufsteigenden Fasern, die im Flächenpräparat als

Punkte zwischen den Kreuzungsstellen der in der Ebene des Gesichtsfeldes verlaufenden erscheinen müßten, bin ich selbst beim Absuchen mit Immersion nicht begegnet. Nun wäre ja die Möglichkeit nicht ganz auszuschließen, daß ein Teil dieser Fasern beim Ablösen der Schuppen vom straffen Corium herausgerissen würde. Aber auch auf Schnitten habe ich Fasern mit dieser Verlaufsrichtung nicht zu Gesicht bekommen. Sie, die nach den Angaben mancher Autoren für die Haut gewisser Saurier so charakteristisch sind, fehlen anscheinend ganz bei *Voeltzkowia*, vielleicht auch noch bei anderen Echsen mit Hautverknöcherungen.

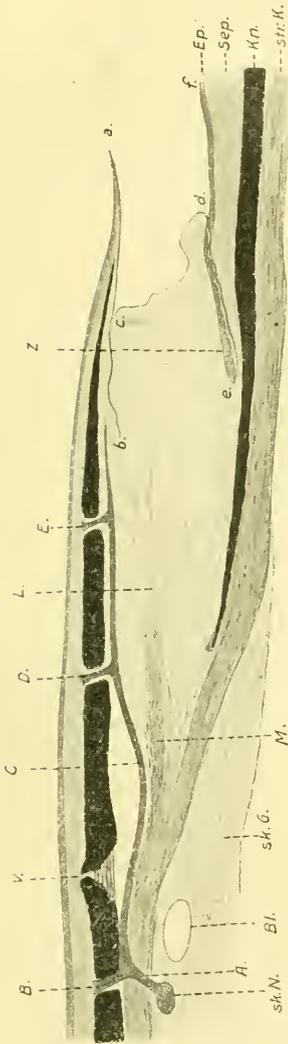
Mit großer Regelmäßigkeit verteilt, finden sich, in Gruppen von drei bis sechs beieinander, rundliche Durchbohrungen des straffen Coriums (*o.*, Fig. 34, Taf. XXIV); sie liegen etwas oberhalb der kurzen Seiten der von den Abdrucklinien gebildeten Sechsecke und stellen die Öffnungen dar, durch welche Nerven und Gefäße, vom subkutanen Geflecht abzweigend, das straffe Corium durchbrechen. An diesen Stellen sind die Fasern auseinander gedrängt.

Untersuchen wir nunmehr das straffe Corium an Schnitten (*str.K.*, Textfig. Z). Seine Mächtigkeit bleibt im wesentlichen überall dieselbe. In regelmäßigen Abständen erfährt es Einknickungen, die durch die Schuppenwurzeln hervorgerufen werden. Unter jeder Schuppe zweigt sich vom straffen Corium eine Lage ab (*L.*, Textfig. Z), die sich über das basale Ende der gedeckten Schuppe erstreckt. Hier verliert sich allmählich sein eigenartiger Bau, indem es aufblättert. Ferner macht sich hier ein dichter Bindegewebsstrang bemerkbar (*M.*, Textfig. Z), der in cranio-caudal gerichteten Schnitten quer getroffen erscheint. Er ist es anscheinend, der einzeln aus der Haut gelösten Schuppen auf der Unterseite anhaftet und sich hier als ein Bändchen darbietet, das in einer Bogenlinie, parallel dem freien Schuppenrand, verläuft.

Auf Schnitten läßt sich, wie schon erwähnt, die Schichtung des straffen Coriums deutlich erkennen (Taf. XXIV, Fig. 35). Daß die Fasern verschiedener Lagen miteinander in Verbindung treten, habe ich nie mit Gewißheit gesehen, sondern an Stellen, wo der Bau gut zu erkennen war, erschienen die parallelen Lagen gut voneinander gesondert, und dies ließ sich auch auf längere Strecken verfolgen. Ich erwähne dies, weil SCHUBERG (1903, S. 213) für das Corium des Axolotls dargetan hat, daß es einen schwammigen Bau besitzt, indem die Bündel aufeinander folgender Schichten zu einem Maschenwerk verschmelzen; dies äußert sich auf dem Schnitt durch einen welligen Verlauf der einzelnen Schichten (S. 212).

Die den Fibroblasten angehörigen Kerne, welche zwischen den

Fasern des straffen Coriums liegen, sind sehr lang, von gleichbleibender Dicke, an den Enden ziemlich unvermittelt abgestutzt (Taf. XXIV,



Textfig. Z.

längsschnitt durch das distale Ende einer deckenden und das proximale Ende einer gedeckten Schuppe vom Rumpf. *Ep.*, Epidermis; *a b c d e f* gibt den Verlauf der Falten der Epidermis beim Übergang von der Unterseite der deckenden auf die Oberseite der gedeckten Schuppe wieder. *Z.*, Keratohyalinzellen; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *Kn.*, Knochen; *V.*, Verbindungsstelle des proximalen und distalen Längsplättchens; *sk.K.*, straffes Corium; *L.*, die zwischen die beiden Knochen- schuppen sich einschleibende Abzweigung des straffen Coriums; *sk.V.*, straffes Corium; *L.*, die zwischen die beiden Knochen- vertaufende Faserzug; *sk.G.*, subkutane Schicht; *Bl.*, Querschnitt eines Blutgefäßes im subcutanen Gewebe; *sk.V.*, Querschnitt durch ein Stämmchen des subcutanen Nervenplexus; *A.*, ein von ihm aufsteigender, das straffe Corium durchsetzender Ast; *B.*, der durch einen Markkanal des proximalen Längsplättchens in die subepitheliale Schicht eintretende Zweig des- selben; *C.*, der unter dem distalen Längsplättchen hinziehende Teil derselben; *D.*, *E.*, die von dem letzten durch die Markkanäle des distalen Längsplättchens in die subepitheliale Schicht aufsteigenden Ästchen. — Die beiden Schuppen haben sich durch die Präparation etwas von einander abgehoben. Die Zeichnung wurde nach mehreren Schnitten kombiniert und ist leicht schematisiert. Vergr. 165 fach.

Fig. 36). Das sie umhüllende Cytoplasma muß sehr geringfügig sein; ich sah nie etwas davon.

Am Kopf ist die Schichtung des straffen Coriums viel lockerer und, beeinflusst von dem darunter gelegenen Knochen, nicht so charakteristisch.

Elastische Elemente konnte ich im straffen Corium ebenso wenig finden, wie in einer andern Schicht der Cutis trotz Anwendung der WEIGERTSchen Resorcin-Fuchsinfärbung und der UNNASchen Orceintinktion. Sie sind, wenn überhaupt vorhanden, sehr spärlich.

Es erübrigt noch, das Verhalten des straffen Coriums an den präformierten Bruchstellen der Haut des Schwanzes darzutun. Hier besteht eine Besonderheit, die es erklärt, warum die Haut sich an diesen Stellen in einer solch' scharfen Linie und mit so großer Leichtigkeit trennt und dazu in der Transversalrichtung des Körpers, in der gemäß dem Verlauf der gekreuzten Bindegewebslagen des straffen Coriums eine Trennung am schwierigsten erfolgen sollte. An Totalpräparaten, die mit Bindegewebsfarben tingiert wurden (Taf. XXIV, Fig. 36), sieht man, daß die Fasern des straffen Coriums (*F.*) sich nicht durch die präformierte Rißstelle fortsetzen, sondern beiderseits von ihr wie abgesehritten aufhören; sie brauchen also beim Abbrechen des Schwanzes nicht zerrissen zu werden. Die Rißstelle selbst ist von zarten, in ihrer Längsrichtung ziehenden Fasern erfüllt (*Tf.*); sie setzen durch ihre Verlaufsrichtung einer Trennung in der präformierten Bruchlinie den geringsten Widerstand entgegen. Färberisch unterscheiden sie sich von dem übrigen Gewebe, das bei Pikrinsäure-Säurefuchsinfärbung lebhaft rot ist, durch einen leicht gelblichen Ton. Der dem Trennungsspalt zugekehrte Rand der auseinander weichenden Hautstücke ist von zwei rötlichen Streifen (*S.*) eingefast, Bindegewebsfasern, die, ebenfalls parallel dem Riß gerichtet, durch Bildung eines festeren Randes wie ein verstärkter Saum ein Einreißen der Haut von der Bruchstelle aus in anderer Richtung als der Trennungslinie vereiteln.

Behandelt man ein Hautstück, das die präformierten Bruchstellen umfaßt, mit Kernfarben, z. B. DELAFIELDS Hämatoxylin (Taf. XXIV, Fig. 37), so bietet sich ein nicht minder charakteristisches Bild. Während außerhalb der Rißstelle die sehr schlanken, dem straffen Corium eigentümlichen Kerne (*K.*) liegen, die durch ihre Längsrichtung die Kreuzung der in solchen Präparaten wenig deutlichen Fasern der aufeinander folgenden Lamellen andeuten, erscheinen in den beiden Säumen (*S.*) jederseits dichtgelagerte rundliche Kerne. Außerdem aber macht sich mitten in der Rißstelle (*Tf.*) eine Reihe spindelförmiger Kerne bemerkbar. ¶ Sie sind etwas kürzer als die des straffen Coriums und so orientiert, daß ihr Längsdurchmesser in die Verlaufsrichtung der präformierten Bruchstelle fällt; in der durch sie markierten Linie tritt die Trennung ein, wie ich mich an künstlich zerrissenen

Stellen überzeugte; hier vollzieht sich eine Spaltung zwischen parallel verlaufenden Fasern. —

Das straffe Corium, das an Mächtigkeit weit hinter der subepidermoidalen Schicht (einschließlich Knochentäfelchen) zurückbleibt, bildet die Unterlage, auf der die Schuppen angeheftet sind; an der Schuppenbildung beteiligt es sich nur ein wenig. Trotz seiner geringen Dicke ist es vermöge seiner eigenartigen Bauart zäh und daher fähig, Dehnungen in den verschiedensten Richtungen auszuhalten, indem die Fasern bald in der einen, bald in der andern zu ihr gekreuzten Richtung mehr beansprucht werden.

### 5. Subkutane Schicht.

Unter der subkutanen Schicht verstehen wir das Bindegewebe, welches die Lederhaut, und zwar das straffe Corium, an seine Unterlage (Muskulatur, Knochen) anheftet. LEYDIG (1872, S. 5; 1873, S. 770) bezeichnet diese Lage als »untere Grenzschicht der Cutis«. Der von uns gewählte Name wurde bereits von TODARO (1878), BATELLI (1880), BLANCHARD (1880) in Übereinstimmung mit der Nomenklatur bei den übrigen Wirbeltierklassen angewendet.

LEYDIG (1872, S. 8) machte die interessante Beobachtung, daß diese aus lockerem Bindegewebe bestehende Schicht bei manchen Echsen einen lymphdrüsigen Charakter aufweisen kann, indem sie von Hohlräumen durchbrochen ist, die von einer feinkörnigen, zum Teil kleinzelligen Masse dicht erfüllt sind. Bei *Lacerta agilis* konnte dieser Forscher sie nur in Spuren beobachten, dagegen war sie bei *L. ocellata* an der Innenseite der abgezogenen Haut durch eine weißgraue Farbe, ein drüsiges Aussehen und ebensolche Konsistenz schon dem unbewaffneten Auge bemerkbar. Auch unter der Haut aller einheimischen Schlangen fand LEYDIG (1873, S. 780) diese Lymphräume.

TODARO (1878, S. 1102) sah die subkutane Bindegewebslage verschieden nach der Art und Körperstelle: bei *Seps* fehlt sie in der Abdominalregion und ist auch im übrigen spärlich entwickelt; bei *Ascalabotes* dagegen bildet sie eine mächtige Schicht, die den Charakter embryonalen Bindegewebes aufweist und die von LEYDIG geschilderten Lymphräume zeigt. In den oberen Lagen des »strato sottocutaneo« sah TODARO Zellen, die auf den ersten Anblick den Eindruck von Fettzellen erweckten, indessen von Osmiumsäure nicht geschwärzt wurden. Ähnliche Gebilde beobachtete er bei *Lacerta muralis* und glaubt, daß sie mit von KERBERT bei *Platydictylus* beschriebenen Bläschen übereinstimmen. Im oberen Teil des subkutanen

Gewebes verlaufen die Nerven- und Gefäßstämme, welche die Haut versorgen.

Eingehend berichtet BLANCHARD (1880, S. 30–34) über die subkutane Schicht bei *Lacerta ocellata*. Ihre Abgrenzung gegen das straffe Corium (BLANCHARDS »couche dermique profonde«), die sehr fest an diesem haftet, nennt er »couche satellite du derme« (S. 26). Ganz besonders erwähnenswert ist, daß BLANCHARD der Nachweis eines die Hohlräume dieser Schicht auskleidenden Endothels gelang, wodurch ihre Deutung als Lymphlacunen gesichert erscheint: »A l'aide du nitrate d'argent, nous avons pu constater à la surface des travées conjonctives un endothélium en tous points comparable à celui du péritoine« (S. 32). Auch FICALBI (1888, S. 231) bestätigt das Vorhandensein dieser Lymphräume bei Schlangen. Am mächtigsten entwickelt war diese Schicht nach BLANCHARD unter der Haut des Rückens. Sie erwies sich reich an Blutgefäßen und Nerven.

Auch BATELLI (1880, S. 353) bezeichnet die »tela subcutanea« als den Sitz der großen Nervenstämme, welche die zur Epidermis aufsteigenden Verästelungen liefern. Er findet diese Schicht bei den untersuchten Eidechsen schwach entwickelt, dagegen imponierte sie bei *Python javanicus* durch ihre bedeutende Dicke als eine Lage von Bindegewebe, dessen Bündel im allgemeinen horizontal verlaufen, aber von Strecke zu Strecke in das darüberliegende straffe Corium eintreten (S. 354). Merkwürdig ist, daß nach BATELLI (S. 357) die Grundlage der Membrana tympani bei *Lacerta viridis* der subkutanen Schicht entspricht, auf die nach außen unmittelbar die Epidermis folgen soll.

Schließlich erwähnen MAURER (1895, S. 207) und OSAWA (1896, S. 578) den Reichtum der subepidermoidalen Schicht an Fettgewebe, Nerven und Blutgefäßen. —

Bei *Voeltzkowia* ist die subkutane Schicht äußerst spärlich entwickelt, sie füllt den geringen Raum, der zwischen Muskulatur und straffem Corium freibleibt. Da, wo die Schnitte völlig intakt sind, ist meist kaum etwas davon zu bemerken; am ehesten bekommt man sie zu Gesicht an Stellen, wo das straffe Corium sich von der Muskulatur gelöst hat, oder dort, wo Nerven und Blutgefäße verlaufen (*sk. G.*, Textfig. Z). Die subkutane Schicht besteht aus Bindegewebsfasern, die viel feiner sind als die des straffen Coriums, meist zur Oberfläche der Haut parallel verlaufen, aber sich in dieser Ebene nach verschiedenen Richtungen durchkreuzen.

In dieses Bindegewebe ist das schon im morphologischen Teil erwähnte Netz von Blutgefäßen und Nerven eingebettet (s. S. 631—632). Die

Nerven werden wir in einem späteren Abschnitt gesondert behandeln. Über die Blutgefäße sei folgendes bemerkt: ihr Verlauf entspricht dem der Nerven (vgl. Textfig. Z); die Abzweigungen vom subkutanen Geflecht treten durch die Öffnungen des straffen Coriums und der Markkanäle in die subepidermoidale Schicht ein. Außerdem aber zieht ein Teil, unter den Knochenplättchen angelangt, zum knochenfreien distalen Rand der Schuppe und bildet hier flachbogige Schlingen, die ihre Rundung dem freien Rand zukehren. Diese weiten Capillarschlingen lassen sich gut an einzelnen, gefärbten Schuppen erkennen.

LEYDIG (1868, S. 72) berichtet ähnliches über die Blutgefäße in den Schuppen von *Anguis*. Die Art ihrer Verzweigung wird naturgemäß von der Art der Beschuppung in hohem Grade beeinflußt und bietet demnach wechselnde Bilder bei den einzelnen Formen (vgl. OSAWA, 1896, S. 578). Immer aber scheint das Capillarnetz ein relativ weitmaschiges zu sein. Die reiche Versorgung der Haut mit Blut, wie sie bei Amphibien im Zusammenhang mit der Hautatmung besteht, existiert bei Reptilien nicht, deren stark verhornte Epidermis einem Gasaustausch nicht günstig ist.

An den kurzen Seiten der vom subkutanen Nerven- und Gefäßplexus gebildeten Sechsecke findet sich regelmäßig eine Anhäufung von großen Fettzellen (*Fz.*, Fig. 3, Taf. XXII), die sich manchmal auch etwas an den beiden benachbarten längeren Seiten entlang erstreckt. Als ich diese Gebilde zuerst an ungefärbten Totalpräparaten erblickte, glaubte ich, daß es sich um die von LEYDIG entdeckten lymphatischen Räume der Subcutis handle. Indessen überzeugte ich mich bald, daß Fettzellen vorlagen: in den Bläschen waren stark lichtbrechende, sphärokrystallinische Gebilde (sog. Margarinkristalle) sichtbar, die durch Erwärmen zum Schmelzen gebracht werden konnten. An gefärbten, durch Xylol in Balsam überführten Hautstücken war der Inhalt der Zellen geschwunden und es traten nunmehr die wandständigen, flachgedrückten Kerne, umgeben von einer geringen Menge Protoplasma, hervor. Schon im morphologischen Teil wurde erwähnt, daß den Knochenplättchen der *Voeltzkowia* die bei andern Formen beobachteten Markräume fehlen und damit auch die dort befindlichen Ansammlungen von Fettzellen, die den von mir geschilderten durchaus entsprechen (vgl. LEYDIG, 1868, S. 76). Allem Anschein nach treten die bei *Voeltzkowia* im subkutanen Gewebe befindlichen Ansammlungen von Fett, von Reservestoff, vicariierend für die bei andern Formen in den Schuppen befindlichen ein. Größeren Anhäufungen von Fett, die den Namen einer Fettschicht verdienten, bin ich in der Subcutis der *Voeltzkowia* nur selten begegnet.

Die lymphatischen Hohlräume fehlen bei *Voeltzkowia* vollständig.

Außer den Fettzellen findet sich noch eine andre charakteristische Zellform im subkutanen Gewebe, nämlich Mastzellen (*Mz.*, Fig. 3 und 5, Taf. XXII). Wie diese halten sie sich in ihrer Verbreitung an den Gefäß- und Nervenplexus, folgen insbesondere dem Verlauf der Gefäße und gelangen mit ihnen auch in andre Hautschichten hinein. Der Körper dieser Zellen ist unregelmäßig rundlich oder länglich und zeigt in seinem Plasma kleine Körnchen (*G.*) von etwas verschiedener Größe, die sich mit Thionin metachromatisch in einem rötlichblauen Ton färben. Meist sahen die Granula etwas wie corrodiert aus; möglicherweise hängt dies damit zusammen, daß die Schnitte vor der Färbung mit Wasser in Berührung gekommen sind, das nach der Angabe von MAXIMOW (1906) wenigstens in manchen Fällen die Körnchen löst. Bisweilen zeigte auch die unmittelbare Umgebung der Mastzellen die rötliche Färbung. Der Kern (*K.*) dagegen nimmt bei dieser Färbung die gewöhnliche blaue Thioninfärbung an; er ist leicht unregelmäßig rundlich bis länglich. Ausläufer habe ich an diesen Zellen nicht beobachtet. Offenbar handelt es sich hier um sog. Mastzellen (EHRlich). MAXIMOW (1906, S. 750) definiert diese Gebilde etwa folgendermaßen: Histogene Mastzellen sind durch die Anwesenheit spezifischer, mit basischen Anilinfarben metachromatisch färbbarer Körner im Zelleib ausgezeichnet; sie entstehen aus einem Teil der primären Wanderzellen des Bindegewebes durch allmähliche Ausarbeitung der Granula und besitzen eigne Vermehrungsfähigkeit. Von ihnen unterscheiden sich die hämatogenen in der Körnung nur in nebensächlichen Punkten; sie regenerieren sich im erwachsenen Organismus im Knochenmark. Die physiologische Bedeutung der Mastzellen ist unsicher.

Bei Reptilien waren Mastzellen in der Haut bislang meines Wissens unbekannt. SCHUBERG (1903, S. 284) fand sie im Corium des Axolotls, wo sie häufig in dem lockeren Unterhautbindegewebe vorkamen, das Muskulatur und innere Coriumlage verbindet, also am gleichen Ort, an dem sie bei *Voeltzkowia* auftreten. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß sich bei SCHUBERG (S. 289—294) eine historische, kritische Auseinandersetzung über Mastzellen findet; auch auf die Arbeit von MAXIMOW (1906) sei verwiesen.

Da die subkutane Schicht aus einem lockeren, parallel zur Körperoberfläche geschichteten Gewebe besteht, ist die Anheftung der Haut an ihre Unterlage keine besonders feste; es gelingt leicht, wenn man einen Einschnitt gemacht hat, die Haut vom Rumpf abzuschälen,

und zwar erfolgt die Trennung in der subkutanen Schicht, doch so, daß der Plexus von Nerven und Blutgefäßen auf der Unterseite der gelösten Haut verbleibt. Diese lockere Anheftung der Haut macht sie von dem Spiel der darunter gelegenen Muskulatur unabhängiger. Daß die subkutane Schicht das Lager der größeren Nerven und Gefäße ist, erscheint natürlich, da sie in der Tiefe der Haut durch die Einbettung in ein weiches Gewebe vor äußeren Insulten am besten geschützt sind.

## 6. Nerven.

Wohl die ersten Angaben über Nerven in der Haut von Eidechsen stammen von LEYDIG (1868, S. 72); er sagt in betreff der Schuppen von *Anguis*, daß die Nerven in jenem Bindegewebe zu suchen sind, welches die Rinnen oder Kanäle der Knochentafeln ausfüllt. Hier verlaufen sie zur Peripherie der Schuppe hin. Es sind dünne, aus Primitivfasern bestehende Stämmchen. Wo und wie sie endigen konnte LEYDIG nicht feststellen; doch hielt er einen Zusammenhang eines Teiles derselben mit den Hautsinnesorganen für wahrscheinlich.

Später (1872, S. 7) fand LEYDIG in der längere Zeit mit sehr verdünnter Salpetersäure behandelten, gallertartig aufgequollenen und durchsichtig gewordenen Lederhaut von *Lacerta agilis* ein schon bei Lupenvergrößerung sichtbares, schönes, polygonale Maschen bildendes Nervenetz. Aus den Knotenpunkten erhoben sich größere Büschel von Nervenfasern nach oben, die durch fortschreitende Teilung ein oberes Endnetz lieferten, aus dem freie Ausläufer sich mit den Zacken der schwarzen Pigmentzellen verbanden.

Eine Hauptschwierigkeit für das Verfolgen der feineren Nervenstämmchen in der Haut von Eidechsen bieten die »alles verdeckenden, schwarzen Chromatophoren«; so sah BRAUN (1877, S. 17) unzweifelhafte Nervenfasern in der Cutis aufsteigen; indessen ihre Endigungen vermochte er nicht zu erkennen; auch intraepitheliale Nervenendigungen suchte er vergeblich an Präparaten, die mit Überosmiumsäure behandelt worden waren.

Diese letzten wurden von MERKEL (1880, S. 164) entdeckt; er äußert sich darüber folgendermaßen: »Wenn auch die Haut der Reptilien durch ihren sehr großen Pigmentreichtum, welcher gerade in den obersten Schichten der Cutis sehr störend wirkt, im allgemeinen negative Untersuchungsergebnisse lieferte, so gelang es mir doch, an den Lippen, besonders von *Tropidonotus natrix*, häufig Nervenfasern unter Verlust der Markscheide in das Epithel eintreten zu sehen.

Dort konnten sie nicht weiter verfolgt werden; da jedoch von spezifischen Endorganen an diesen Stellen nicht die leiseste Andeutung zu sehen war, muß ich glauben, daß auch bei diesen Tieren freie Nervenendigungen vorhanden sind. «

Ausführlicheres über die intraepithelialen Nervenendigungen berichtet BATELLI (1880, S. 353). An Goldpräparaten, die nach der RANVIERSchen Methode hergestellt waren, konnte er nachweisen, daß bei *Lacerta viridis* und *Anguis* an vielen Stellen eine Menge Nervenfasern unter Verlust des Markes in die Epidermis eintreten. Sie gehen von Nervenstämmen aus, die im subkutanen Gewebe gelegen sind, steigen mit den senkrecht aufstrebenden Bindegewebsfasern in die Höhe und verzweigen sich dicht unter der Epidermis reichlich. Von diesen Verzweigungen aus treten dann die marklosen Fäden in die Epidermis ein und lassen sich bis zu den gezähnelten Zellen der oberen Schicht des Rete Malpighii verfolgen; ihre Endigung findet hier frei zwischen den Zellen oder mit kleinen Endknöpfchen statt.

R. BLANCHARD (1880, S. 28) findet die Haut von *Lacerta ocellata* reichlich mit Nerven versorgt, die von einem dicken Stamm im subkutanen Gewebe herkommen. Unter jeder Tuberkelschuppe entsendet dieser Stamm eine senkrecht aufsteigende Faser, von der beim Durchdringen der Bindegewebslagen seitliche Äste abzweigen, die zwischen die einzelnen Schichten eindringen. In der Gegend der Chromatophorenschicht splittert sich der Nerv in zahlreiche, nach allen Richtungen divergierende Äste auf. Ein Eintreten der Nervenfasern in die Epidermis selbst konnte BLANCHARD nicht feststellen. Die Nervenfasern innerhalb der eigentlichen Haut sind marklos: sie verlieren ihre Myelinscheide in dem Augenblick, wo sie das subkutane Gewebe verlassen.

RETZIUS (1892, S. 41—42) untersuchte die Haut von *Lacerta agilis* mit der Golgimethode. Aus der außerordentlich pigmentreichen Cutis steigen zahlreiche feine Nervenfäserchen in die Epidermis empor und biegen sich, nachdem sie eine Strecke in den innersten Schichten tangential verlaufen sind, schief oder mehr senkrecht nach außen hin, um in den äußeren Schichten, einfach oder verzweigt, frei zu endigen. Charakteristisch für diese Fasern sind erstens ihre sehr geringe Verästelung und zweitens die in der Regel vorkommenden, gegenüber Fischen, Amphibien und Säugetieren außerordentlich großen, rundlich-ovalen Endknöpfchen, die in den Präparaten einen gelblichen Glanz besitzen.

MAURER (1895, S. 207) sah bei *Lacerta*, daß die im subkutanen

Bindegewebe nachweisbaren markhaltigen Nerven meist als gemeinsames Stämmchen, senkrecht aufsteigend die straffe Lederhaut durchbohren und, in der subepidermoidalen Schicht in divergente Fasern ausstrahlend, in innige Beziehung zur Epidermis treten. Einige endigen in subepidermoidalen Tastkörperchen, andre treten in die Epidermis selbst ein, um sich zwischen deren Zellen zu verästeln (S. 233). —

Leider war es mir unmöglich, die Haut der *Voeltzkowia* mit einer spezifischen Nervenfärbung zu untersuchen, die bei der Bedeutung, welche der Tastsinn im Leben dieses Tierchens besitzt, gewiß ein reich entwickeltes intraepitheliales Nervenetz zutage fördern würde, wie man nach den erwähnten Untersuchungen von BATELLI und RETZIUS wohl annehmen darf. Hier würde kein Pigment die Untersuchung erschweren.

Das schon im morphologischen Teil seiner Form und Lage nach besprochene (s. S. 631—632) subkutane Nervengeflecht der *Voeltzkowia* (Taf. XXII, Fig. 3) entspricht offenbar dem von LEYDIG bei *Lacerta* beschriebenen polygonalen Netz. Wenn LEYDIG das Netz in der Cutis liegen läßt, so ist zu bedenken, daß die Lage bei der geringen Dicke der Haut nur auf Schnitten sicher festgestellt werden kann und daß ferner LEYDIGS untere Grenzschicht der Cutis eben unsrer subkutanen Schicht entspricht. Die andre Form der Maschen bei *Lacerta* erklärt sich aus der Verschiedenheit des Hautreliefs der beiden Formen.

Das subkutane Nervenetz der *Voeltzkowia* färbte sich sehr schön mit Thionin; dies kann nicht wundernehmen, da Thionin mit dem für die bekannte EHRLICHsche Intravitalfärbung benutzten Methylenblau und dem von BETHE für Neurofibrillenfärbung verwandten Toluidinblau chemisch nahe verwandt ist. Bei starker Vergrößerung (Taf. XXII, Fig. 4) erscheinen die Nervenfasern als scharf konturierte Gebilde, in deren Innern sich eine wabig-faserige Masse befindet. Allem Anschein nach handelt es sich bei der Stärke dieser Gebilde um markhaltige Fasern: der scharfe Kontur ist das Neurilemm, die wabige Inhaltmasse die unzureichend fixierten Neurofibrillen; das Myelin ist durch die Präparation gelöst worden. Die weitere Verästelung des subkutanen Nervennetzes war an den Totalpräparaten nicht zu erkennen.

Indessen gelang es mir an mit Thionin-Eosin gefärbten Schnittpräparaten die Verteilung der vom subkutanen Geflecht ausgehenden Nervenästchen im wesentlichen zu beobachten. Zunächst sei noch erwähnt, daß gemäß den Schnitten die ein Bündel zusammensetzenden Fasern von verschiedener Dicke sind, daß das

ganze Bündel von einer dünnen Bindegewebshülle umgeben ist, und daß die die Nervenfasern begleitenden, spindelförmigen Kerne mit regelmäßig verteilten kleinen Chromatinkörnchen (Taf. XXII, Fig. 4, *K.*) durch den Querschnitt des ganzen Bündels verteilt sind. Sie gehören zum Neurilemm der einzelnen Fasern. Sie unterscheiden sich durch ihre bedeutende Größe und Verhalten ihres Chromatins von den Kernen des Bindegewebes und erleichterten daher sehr das Studium des Nervenverlaufs. An Präparaten, die mit Pikrinsäuregemischen tingiert sind, zeichnen sich außerdem die Nerven durch ihre gelbliche Färbung aus.

Von den kurzen Seiten der sechseckigen Maschen des subkutanen Nervengeflechtes, die ungefähr unter der Stelle liegen, wo proximale und distale Längsplättchen in der Zickzaeknaht zusammenstoßen (*sk.N.*, Textfig. *Z.*), streben Äste nach oben, die mehr oder minder senkrecht die Lagen des straffen Coriums durchbrechen. Ein solcher Ast gabelt sich, unter dem Knochen angelangt: der eine Teil desselben tritt unter Beibehaltung der alten Richtung durch den Markkanal eines proximalen Längsplättchens hindurch und verästelt sich im subepithelialen Bindegewebe (*B.*), der andre Teil dagegen biegt unter rechtem Winkel um, verläuft unter den distalen Längsplättchen nach der Peripherie der Schuppe hin (*C.*)<sup>1</sup>, und gibt an mehreren Stellen Stämmchen nach oben ab, die durch die Markkanäle dieser Plättchen in das subepitheliale Bindegewebe eintreten (*D.*, *E.*). Hier sind sie nicht weiter zu verfolgen. Auffällig ist, daß die Durchbohrung der distalen Längsplättchen oft schräg erfolgt, und zwar (von der Unterseite des Knochentäfelchens aus betrachtet) von hinten nach vorn. So scheint es, daß die Hauptmasse der Nerven dem distalen, unbedeckten Teil der Schuppe zugeführt wird, während der proximale weniger reichlich versorgt wird. Dieses Verhalten, ferner das Fehlen von contractilen und drüsigen Elementen in der Haut der *Voeltzkowia* und die schwache Entwicklung von Pigmentzellen, die etwa innerviert werden könnten (vgl. LEYDIG, 1872, S. 7), führt zur Ansicht, daß der subkutane Nervenplexus mit seinen Verästelungen sensibler Natur ist: zu einem Teil dürften die Nervenfasern mit den Hautsinnesorganen in Verbindung treten zum andern frei intraepithelial endigen.

### III. Entwicklung der Schuppen am regenerierten Schwanz.

Über die Schuppenentwicklung der Reptilien wurden wir vor allem durch KERBERT (1877, S. 227) und MAURER (1895, S. 200) belehrt;

<sup>1</sup> Dieser Teil der Nerven ist auch an einzelnen mit Thionin gefärbten Schuppen leicht zu beobachten.

auch die Arbeiten von BRAUN (1877, S. 232) und A. HAASE (1900, S. 21), die sich mit der Entwicklung der Haftlappen der Geckotiden beschäftigen, sind hier zu erwähnen; denn diese Gebilde sind nichts anderes als zu einem besonderen Zweck umgeformte Schuppen.

Die wichtigsten Tatsachen der Schuppenentwicklung bei Reptilien sind folgende. Den Ausgang zur Bildung der Schuppe gibt die Cutis durch eine lokal stärkere Wucherung des unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Bindegewebes. Hierdurch wird die Epidermis vorgewölbt, und es entsteht ein radiär symmetrisches Gebilde. Dieses wird späterhin bilateral, indem die Spitze der Papille sich nach hinten umlegt und gleichzeitig die ganze Papille abgeflacht wird. Von diesem Zeitpunkt an lassen sich eine obere und untere Seite der Schuppe unterscheiden, die auch histologisch voneinander abweichen, indem die Oberseite der Schuppe zahlreichere Zelllagen aufweist. Zu der für die Eidechsenhaut typischen Schichtung der Epidermis kommt es erst nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Zur Zeit, wo die bilaterale Umformung der Papille beginnt, lassen sich die beiden Schichten der Cutis, die subepidermoidale und das straffe Corium, schon erkennen. Die Hauptmasse der Cutispapillen wird von der subepidermoidalen Schicht geliefert, indessen kann sich auch das straffe Corium daran beteiligen (KERBERT, S. 241), indem es einen Strang entsendet, der nach der Spitze der Schuppe verläuft. Es scheinen in dieser Beziehung Unterschiede nach den einzelnen Formen zu bestehen; bei *Voeltzkowia* haben wir auf das Bestehen dieses Stranges beim erwachsenen Tier schon hingewiesen (s. S. 698). Die Entwicklung der Knochenplättchen bei den Eidechsen ist noch nicht untersucht.

Nicht bei allen Echsen wird der Zustand des geschilderten bilateralen Gebildes, der Schuppe in engerem Sinne, erreicht; vielmehr bleibt bei manchen der Zustand der radialsymmetrischen Papille zeit lebens bestehen (SOKOLOWSKY, 1899). —

Embryonale Stadien von *Voeltzkowia* lagen mir leider nicht vor; indessen kann ich einige Angaben über die Schuppenentwicklung am regenerierten Schwanz machen. Wie schon früher erwähnt (s. S. 631), fand sich unter meinem Material ein Exemplar mit wiedererzeugtem Schwanz. Das Regenerat erschien als ein stumpfkegelförmiges, etwa 2,5 mm langes Gebilde von der Farbe des übrigen Körpers. Äußerlich schien es ganz glatt und ließ nichts von Schuppen erkennen, so daß ich nichts darüber mitteilen kann, welche Form die regenerierten Schuppen besitzen, ob sie in der ursprünglichen Weise regeneriert werden oder atavistische Anklänge zeigen (WERNER 1896), oder ob sie auf

allzu reichliche Ernährung zurückzuführende Abweichungen gegenüber den normalen aufweisen (TORNIER 1897). Auf Schnitten dagegen zeigte sich, daß die Schuppenentwicklung schon recht weit vorgeschritten war.

Ehe ich hierauf eingehe, seien noch einige Bemerkungen über das Verhalten der übrigen Teile des Regenerates eingeschaltet. Das Rückenmark setzt sich, stark verjüngt, als dünnwandiges Rohr von der Bruchstelle durch  $\frac{4}{5}$  des regenerierten Stumpfes fort; sein Centralkanal ist an der Bruchstelle etwas ausgeweitet. Die Wirbelsäule erscheint in dem Stumpf durch einen bindegewebigen, im Beginn der Verknorpelung begriffenen, unsegmentierten Strang verlängert; dieser umschließt das Rückenmark und reicht fast bis zum Ende des neugebildeten Schwanzes; hier wird seine Abgrenzung gegen das umgebende Gewebe undeutlich. Die Muskulatur ist unter der Haut in deutlich metamerer Anordnung ausgebildet.

Das Bild von der Schuppenentwicklung, welches ein sagittaler Längsschnitt durch das Regenerat darbietet (Taf. XXIV, Fig. 38), weicht von den normalen Verhältnissen nicht unbeträchtlich dadurch ab, daß die Schuppenanlagen nicht als Papillen über die Oberfläche des Körpers hervorragen, sondern die Haut nach außen fast geradlinig begrenzt erscheint. So könnte man bei einer flüchtigen Betrachtung zur Ansicht gelangen, daß die Schuppen nicht durch lokale Wucherungen der Cutis, sondern durch Einwachsen von Epithelfalten in das darunter gelegene Gewebe zustande kommen. Dieses eigenartige Verhalten findet dadurch seine Erklärung, daß das Epithel des regenerierten Schwanzteiles im Gegensatz zur embryonalen Anlage eine beträchtliche Dicke erreicht, ehe von der Cutis der Anstoß zur Schuppenentwicklung ausgeht. Noch vor diesem Zeitpunkt treten die oberflächlichen Epidermisschichten in Verhornung ein; daher ist der neugebildete Schwanzstummel von einer dünnen, leicht verhornten Schicht (*o.H.*, Fig. 38, Taf. XXIV) überzogen, die aus jenem ersten Zustand resultiert, nur oberflächlich gelegen ist und nicht dem Verlauf der Ober- und Unterseite an den älteren Schuppenanlagen folgt. Die biologische Bedeutung dieser Abweichung von der normalen Anlage ist leicht einzusehen: bei der Schwanzregeneration handelt es sich zunächst darum, die Wundstelle gegen die Außenwelt von Infektion und mechanischen Insulten abzuschließen; dies geschieht am einfachsten durch lebhaftes Wuchern und Verhornung des Epithels; die Anlage der Schuppen dagegen, auf welche die embryonale Entwicklung der Haut sehr frühzeitig hinzielt, kommt bei der Schwanzregeneration erst an zweiter Stelle in Betracht.

An dem in der Neubildung begriffenen Schwanz finden sich in feiner Abstufung, fortschreitend von der Spitze nach dem Kopf hin, alle möglichen Stadien der Schuppenentwicklung.

Wir beginnen mit der Betrachtung der Cutis. Abgesehen vom äußersten Ende des Schwanzes, an dem ein Epithel nicht zu unterscheiden ist, sind überall, und zwar schon in ganz kurzer Entfernung von dieser Stelle, Epidermis und Cutis deutlich voneinander gesondert; hier und da ist es allem Anschein nach schon zur Bildung der bei den Erwachsenen vorhandenen collagenen Grenzlamelle gekommen. Die Cutis läßt fast in ihrem ganzen Bereich deutlich die Anlagen von subepidermoidaler Schicht und staffem Corium erkennen.

Die subepidermoidale Schicht (*Sep.*, Fig. 38, Taf. XXIV) hebt sich durch ihre helle Farbe von dem kräftiger tingierten Epithel gut kenntlich ab. Sie besteht aus einem ziemlich kernreichen Bindegewebe, das von zahlreichen feinen Fibrillen durchzogen ist; diese verlaufen größtenteils senkrecht zur Oberfläche der Haut und splintern sich, am Epithel angelangt, manchmal büschelförmig auf. Nach dem Innern der Haut zu lassen sich die Fasern weiter verfolgen bis ins straffe Corium hinein.

Die subepidermoidale Schicht nimmt den größten Anteil an der Bildung der Schuppenpapillen. Diese sind anfangs niedrig und radiär symmetrisch. Auf älteren Stadien (näher dem Kopf zu) sind sie bedeutend höher geworden, ohne an Durchmesser entsprechend zuzunehmen. Dabei geht allmählich das radiär symmetrische Wachstum in ein bilaterales über, indem die Spitze der Papille sich nach hinten neigt. Diese Umlagerung nach hinten muß wohl in dem Eigenwachstum der Papille gesucht werden, nicht in dem Eindringen des beim straffen Corium zu erwähnenden Bindegewebsstranges; denn die Tendenz zu bilateralem Wachstum macht sich in der Papille schon bemerkbar, ehe von diesem Strang etwas zu sehen ist (s. dagegen KERBERT, 1876, S. 241).

Auf die subepidermoidale Schicht folgt nach innen das straffe Corium (*str.K.*, Fig. 38, Taf. XXIV); gegen diese ist es ziemlich deutlich durch einen welligen Kontur abgesondert, der im wesentlichen die Form der Papillen, nur weniger ausgeprägt, wiederholt. In dem straffen Corium liegen die Kerne dichter als in der subepidermoidalen Schicht, die Färbung ist dunkler und die Faserbildung stärker; indessen ist die charakteristische Anordnung in Lamellen noch nicht erkennbar. Stellenweise, vor allem unter den Wellenbergen, ist unter dem straffen Corium noch eine lockere Gewebsschicht vorhanden, allem Anschein nach die Anlage der subkutanen Schicht.

Das straffe Corium beteiligt sich nur in untergeordnetem Maße an der Bildung der Schuppenpapillen. In den älteren Schuppenanlagen zweigt von ihm ein Strang ab (*Str.*, Fig. 38, Taf. XXIV), der in der Mitte des von der subepidermoidalen Schicht gelieferten Papillenkörpers fast bis zu seinem Ende aufsteigt, der Umlagerung der Papille nach hinten folgend. Mit diesem Strang dringen mit großer Regelmäßigkeit Blutgefäße in die Schuppenanlage ein, die in ihrem distalen Teil ein Capillarnetz bilden.

Am Ende des Schwanzes, wo die Cutispapillen am niedrigsten sind, weist die Epidermis (*Ep.*, Fig. 38, Taf. XXIV) die größte Dicke auf, im Durchschnitt etwa 0,07 mm. Hier besteht sie aus einer einfachen Lage schlank cylindrischer Basalzellen, etwa fünf Schichten rundlicher und ebensoviel Lagen abgeplatteter, leicht verhornter Zellen. Zu oberst liegt die schon erwähnte, das ganze Regenerat überziehende, stellenweise abgelöste, aus dünnen Lamellen bestehende Hornschicht. Die einzelnen Schichten der Epidermis sind mäßig deutlich voneinander abgesetzt. In der ersten Lage der rundlichen Zellen, merkwürdigerweise nicht in den basalen Zellen des Epithels, konnte ich öfter Mitosen beobachten, deren Spindeln teils senkrecht, teils parallel zur Oberfläche der Haut gestellt waren, so daß die neugebildeten Zellen nicht nur die Dicke sondern, entsprechend dem Einwuchern der Cutispapillen, auch die Oberfläche des Epithels vergrößern.

Dort, wo das bilaterale Wachstum der Papillen beginnt, macht sich in den zwischen die Papillen hineinragenden Epidermiszapfen eine Veränderung des Epithels bemerkbar. In dieser ursprünglich einheitlichen Gewebsmasse tritt eine Sonderung in zwei Lagen auf, deren eine dickere der caudalwärts gelegenen Papille als spätere Oberfläche der Schuppe angehört, während die andre, dünnere, die Unterseite der cranialwärts gelegenen Schuppe liefert; mit der zunehmenden Größe der Papillen wird diese Sonderung immer deutlicher. Das Epithel der Schuppenoberfläche (*O.*, Fig. 38, Taf. XXIV) ist durch die Höhe der cylindrischen Basalzellen und die zahlreicheren Lagen abgeplatteter Zellen charakterisiert. Dasjenige der Unterseite (*U.*) der Schuppen besitzt niedrigere Basalzellen und nur ganz wenige Lagen abgeplatteter Zellen; die Dicke vom Epithel der Ober- und Unterseite der Schuppe beträgt 0,036 bzw. 0,007 mm.

Nach Anlagen von Sinnesorganen habe ich vergeblich gesucht.

Bonn, im Dezember 1909.

## Literaturverzeichnis.

- H. APOLANT, 1901. Über den Verhornungsprozeß. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. LVII. S. 766.
- R. BALDUS, 1901. Die Intervertebralspalte v. EBNERS und die Querteilung der Schwanzwirbel bei *Hemidactylus mabuia* Mor. Leipzig-Reudnitz. 1901.
- A. BATELLI, 1880. Beiträge zur Kenntnis der Reptilienhaut. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XVII. S. 346.
- L. BAUMEISTER, 1908. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXVI. S. 423.
- R. BLANCHARD, 1880. Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bull. de la Soc. Zoologique de France. Vol. V. p. 1.
- R. BONNET, 1907. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin.
- O. BÖTTGER, 1893. Katalog der Reptiliensammlung im Museum der SENCKENBERG. Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a. M. I. Teil. S. 116.
- G. A. BOULANGER, 1885—1887. Catalogue of the Lizards in the British Museum. II. ed. London.
- M. BRAUN, 1877a. *Lacerta Lilfordi* und *Lacerta muralis*. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. IV. S. 1.
- 1877b. Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Ibid. Bd. IV. S. 231.
- E. BRÜCKE, 1852. Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Neudruck. Leipzig. 1893.
- O. CARTIER, 1872a. Über den feineren Bau der Epidermis bei den Reptilien, insbesondere den Geckotiden. (Vorläufig. Mitteilung.) Verh. d. physikal.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. III. S. 235.
- 1872b. Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien (I. Abt. Die Epidermis der Geckotiden). Ibid. N. F. Bd. III. S. 281 (auch erschienen in den Arb. aus dem zoolog.-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. I. 1874. S. 83).
- 1874. Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien. (II. Abt. Über die Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung.) Ibid. N. F. Bd. V. S. 192 (auch erschienen in den Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. I. 1874. S. 239).
- L. EDINGER, 1909. Die Beziehungen der vergleichenden Anatomie zur vergleichenden Psychologie. Neue Aufgaben. Leipzig.
- P. ERNST, 1896. Studien über normale Verhornung mit Hilfe der GRAMSCHE Methode. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XLVII. S. 669.
- E. FICALBI, 1888. Ricerche istologiche sul tegumento dei serpenti. Atti della Società Toscana di scienze naturali. Vol. IX. p. 220—233.
- C. GEGENBAUR, 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig.
- A. HAASE, 1900. Untersuchung über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden. Berlin. Dissertation.
- E. HAECKEL, 1895. Systematische Phylogenie. III. Teil. Berlin.

- A. HASE, 1907. Über das Schuppenkleid der Teleostier. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XLII. S. 607.
- C. KERBERT, 1877. Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. *Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. XIII. S. 205.
- F. KRAUSS, 1906. Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen. *Ibid.* Bd. LXVII. S. 319.
- E. KROMEYER, 1892. Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XXXIX. S. 141.
- LEE u. MEYER, 1907. Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. 3. Aufl. Berlin.
- F. LEYDIG, 1857. *Histologie.* Frankfurt a. M.
- 1868. Über Organe eines sechsten Sinnes. *Verh. der Kaiserl. Leopold. Carolinischen deutschen Akademie der Naturforscher.* Bd. XXXIV.
- 1872a. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen.
- 1872b. Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. *Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. VIII. S. 317.
- 1873. Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. *Ibid.* Bd. IX. S. 573.
- 1876. Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. *Ibid.* Bd. XII. S. 119.
- W. LWOFF, 1884. Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. *Bull. de la Soc. impér. des natural. de Moscou.* Année. 1884. Nr. 4. p. 313.
- F. MAURER, 1892. Hautsinnesorgane, Feder und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. *Morph. Jahrb.* Bd. XVIII. S. 715.
- 1895. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
- A. MAXIMOW, 1907. Über die Zellformen des lockeren Bindegewebes. *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. LXVII. S. 680.
- F. MERKEL, 1880. Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock.
- E. OPPENHEIMER, 1895. Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. *SCHWALBES Morpholog. Arbeiten.* Bd. V. S. 445.
- G. OSAWA, 1896. Beitrag zur feineren Struktur des Integumentes der *Hatteria punctata*. *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. XLVII. S. 570.
- H. OTTO, 1908. Die Beschuppung der *Brevilinguier* und *Ascalaboten*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XXIV. S. 193.
- F. PINKUS, 1905. Über Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben) und ihre vergleichend anatomische Bedeutung. *Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. LXV. S. 121.
- G. RETZIUS, 1892. Über die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien der Wirbeltiere. *Biolog. Untersuchungen.* N. F. Bd. IV. S. 37.
- SCHAUNSLAND, 1900. Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. *Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. LVI. S. 747.
- P. SCHIEFFERDECKER, 1908. Referat über P. CILIANO, *Eldäidin*. (*Monatsh. f. prakt. Dermatologie.* Bd. XLVI. S. 435—441) *Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie.* Bd. XXVI. S. 133.
- H. R. SCHMIDT, 1904. Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote.
- W. J. SCHMIDT, 1909. Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier. *Diese Zeitschr.* Bd. XCII. S. 359.

- A. SCHUBERG, 1903. Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV, S. 155.
- 1907. Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXVII. S. 550.
- F. E. SCHULZE, Über die cuticularen Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V. S. 295.
- A. SOKOLOWSKY, 1899. Über die äußeren Bedeckungen bei Lacertilien. Zürich.
- F. K. STUDNIČKA, 1898. Über die intercellularen Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitzungsber. d. königl. Böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. Jahrg. 1898.
- 1909. Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anatomische Hefte. Bd. XXXIX. Heft 1.
- F. TODARO, 1878. Sulla struttura intima della pelle de' rettili. Atti della R. Accademia dei Lincei Anno CCLXXV. 1877—1878. Memorie, Serie terza. Vol. II. p. 1073.
- F. TÖLG, 1905. Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalgebilde bei den Eidechsen. Arb. a. d. Zoolog. Institut der Univ. Wien. Bd. XV, S. [119].
- G. TORNIER, 1897. Schwanzregeneration und Doppelschwänze bei Eidechsen. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforschender Freunde in Berlin. Jahrg. 1897.
- 1904. Entstehung und Bedeutung der Farbkleidmuster der Eidechsen und Schlangen. Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. der Wissensch. Bd. XL. S. 1203.
- J. VERSLUYS, 1909. Die Salamander und die ursprünglichsten vierbeinigen Landwirbeltiere. Naturwissenschaftl. Wochenschrift. N. F. Bd. VIII, S. 33.
- A. VOELTZKOW, 1893. Tägliches Leben eines Sammlers und Forschers auf Exkursionen in den Tropen. Ber. d. SENCKENBERG. Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a. M. S. 43.
- F. WEIDENREICH, 1900. Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. LVI. S. 169.
- 1901. Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis und ihren sog. Fettgehalt. Ibid. Bd. LVII. S. 583.
- F. WERNER, 1896. Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Bd. CV. Abt. I. S. 123.
- R. WIEDERSHEIM, Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllodaetylus europaeus*. Morph. Jahrb. Bd. I. S. 495.
- G. WOLFF, 1899. Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIII. S. 567.
- H. C. E. ZACHARIAS, 1898. Die Phylogense der Kopfschilder bei den Boiden. Zoolog. Jahrb. Bd. X. Abt. für Systematik. S. 56.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind unter Benutzung des ABBÉschen Zeichenapparates hergestellt; die, welche morphologische Verhältnisse betreffen, sind zum Teil leicht schematisiert, sind in jedem einzelnen Falle bemerkt ist. Zur Erzielung der Vergrößerungen über 30fach dienten die ZEISSschen Apochromate 16 mm, 8 mm, 4 mm, 2 mm, N. A. 1,30 und die Kompensationsoculare 4 und 8. Alle Abbildungen beziehen sich auf *Voeltzkowia mira* Bttgr.

### Tafel XXII.

Fig. 1. Haut des Rumpfes von der Fläche gesehen. Im oberen Drittel der Figur sind mit dicken, schwarzen Konturen die Umrisse der Schuppen eingezeichnet, soweit sie, nicht überdeckt, frei zutage treten. Im mittleren Drittel sind außerdem in roter Farbe die Anwachslinien wiedergegeben; die roten Punkte versinnlichen die Lage der Keratohyalinzellen auf der Unterseite des freien Schuppenrandes. Im unteren Drittel sind außer den Anwachslinien (rot) die ganzen Umrisse der Schuppen dargestellt, und zwar entsprechen die dünnen schwarzen Linien, welche die gleichfarbigen dicken Konturen vervollständigen, dem nicht sichtbaren Teil des Schuppenumrisses. In einer Schuppe des unteren Drittels (unten links) sind die Cutisverknöcherungen eingetragen; ferner ist in einem kleinen Bezirk durch blaue Punkte die Lage der Abdrucklinien angedeutet. Im mittleren und unteren Drittel der Figur ist der freie Rand der Schuppen in grauem Ton angelegt. — 7—1—4 usw. eine longitudinale Schuppenreihe, 5—1—2 usw. oder 3—1—6 usw. eine Schrägzeile. Die zur Schuppe 1 durch die Deckung in Beziehung tretenden Schuppen sind: Die vordere Nachbarschuppe 7, die hintere Nachbarschuppe 4, die cranialen, 6 u. 2, und die caudalen, 5 u. 3, seitlichen Nachbarschuppen. *a c d b* ist die zur Schuppe *A* gehörige Anwachslinie; in *c* zweigt die Anwachslinie der Schuppe *C*, in *d* diejenige der Schuppe *B* ab. Die verschiedene Ausführung der einzelnen Bezirke der Schuppe *G* zeigt die Zahl der an diesen Stellen übereinander gelagerten Schuppen an: einfache Schuppenlage in dem schmalen, centralen gestrichelten Teil, zweifache in den mit + versehenen Stellen, dreifache in den punktierten Feldern. — Tuschepräparat; im unteren Drittel der Figur wurde der nicht frei zutage tretende Teil des Schuppenumrisses nach einem mit Pikrokarmine behandelten Hautstück eingezeichnet. Die ganze Abbildung ist leicht schematisiert. Vergr. 14fach.

Fig. 2. Mosaik der Cutisverknöcherungen. Anwachslinien der Schuppen rot, Umriß einer Schuppe schwarz eingetragen. — Glycerinpräparat, ungefärbt. Vergr. 14fach.

Fig. 3. Subkutanes Geflecht von Nerven und Blutgefäßen. Ansicht von der Unterseite der Haut, die von den Schuppen befreit ist. *str. K.*, straffes Corium; *A.*, Abdrucklinien der Schuppen darin; *B.*, Blutgefäße; *N.*, Nerven; *Ns.*, Nervenstämmchen, das aus tieferen Körperschichten aufsteigt, abgerissen; *Fz.*, Fettzellen; *Mz.*, Mastzellen. — Färbung Thionin. Vergr. 30fach.

Fig. 4. Einzelheiten zu Fig. 3. Stück eines Bündels von Nervenfasern. *N.*, Neurilemm; *K.*, Kerne des Neurilemms; *F.*, Achsenzylinder. Vergr. 600fach.

Fig. 5. Einzelheiten zu Fig. 3. Mastzellen. *K.*, Kern; *G.*, Granula. Vergr. 600fach.

Fig. 6. Lageverhältnis von Anwachslinien (rot), Abdrucklinien (blau) und von subkutanem Nerven- und Gefäßplexus (gelb). — Nach einem mit Pikrinsäure-Wasserblau behandelten Hautstück gezeichnet; leicht schematisiert; Farben willkürlich gewählt. Vergr. 14fach.

Fig. 7. Schnitt durch die Epidermis der freien Oberfläche einer Kopfschuppe; die Epidermis bereitet sich auf eine Häutung vor. *G.I.*, Epidermis-generation, die bei der Häutung abgeworfen wird; *a*, obere Hornschicht mit dem Oberhäutchen *α*, der körnigen Lage *β* und der homogenen Schicht *γ*; *b*, untere Hornschicht mit der lockeren Lage *δ* und der Keratohyalinschicht *ε*. *G.II.*, die in Bildung begriffene Epidermis-generation: *o*, ihr Oberhäutchen; *c*, ihre Hornschicht; *Sp.*, die zwischen den Zellen der Hornschicht befindlichen, vielleicht mit einer Kittmasse erfüllten Zelllücken; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *S.*, Hautsinnesorgane, das linke ist in seinem unteren, das rechte in seinem oberen Teil nicht vollständig im Schnitt gelegen. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G. Vergr. 880fach.

Fig. 8. Schnitt durch den hinteren Teil einer Kopfschuppe und den vorderen der von ihr gedeckten Schuppe in cranio-caudaler Richtung; die Epidermis bereitet sich auf eine Häutung vor. *G.I.*, *G.II.*, *a*, *b*, *o*, *c*, *Str.M.*, *S.*, wie in Fig. 7; *K.*, Cutis; *Kn.*, Cutisverknöcherung; *Khz.*, Keratohyalinzellen im letzten Teil der Epidermis der Schuppenunterseite; *X.*, vor den Keratohyalinzellen gelagerte Hornmassen. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G. Vergr. 230fach.

### Tafel XXIII.

Fig. 9. Schnitt durch den Hinterrand einer Kopfschuppe in cranio-caudaler Richtung; die Epidermis bereitet sich auf die Häutung vor. Man beachte die verschiedene Mächtigkeit der entsprechenden Schichten auf Ober- und Unterseite der Schuppe und ihr Verhalten beim Übergang von der Ober- zur Unterseite. *G.I.*, *G.II.*, *Str.M.*; *a*, *b*, *o*, *c*, wie in Fig. 7; *K.*, Cutis; *O'*, dachziegelige Deckung der oberflächlichen Zellen der Hornschicht auf der Schuppenunterseite, im Schnitt als gesägter Kontur erscheinend. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G. Vergr. 270fach.

Fig. 10. Schnitt durch die Epidermis der Unterseite einer Kopfschuppe, nahe am distalen Rand; die Epidermis bereitet sich auf die Häutung vor. *Sep.*, Subepidermoidale Schicht; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *G.II.*, erste Anlage der neuen Epidermis-generation; *G.I.*, ältere Epidermis-generation; *Ib.*, Zellbrücken; *Khk.*, Keratohyalinkörner. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 1300fach.

Fig. 11. Schnitt durch die Epidermis der Oberseite einer Rumpfschuppe; die Epidermis bereitet sich auf die Häutung vor. Man beachte die starke Färbung der Hornschicht der in Bildung begriffenen Generation II. Die beiden Schichten der Generation I haben sich voneinander abgehoben und sind durch einen Spalt-raum getrennt. *G.I.*, *G.II.*, *a*, *b*, *o*, *c*, *Str.M.*, wie in Figur 7. — Färbung Borax-karmin-Wasserblau. Vergr. 600fach.

Fig. 12. Einzelheit zu den in Fig. 7 dargestellten Verhältnissen: Schnitt

durch das Stratum Malpighii (nicht ganz senkrecht zur Oberfläche der Haut). *K.*, Kern; *N.*, Nucleolus; *C.*, Cytoplasma; *Zb.*, Zellbrücken; *Il.*, Zelllücken. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 1300fach.

Fig. 13. Einzelheit zu den in Fig. 7 dargestellten Verhältnissen. Zwei Zellen aus dem unteren Teil der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration. *K.*, Kern; *N.*, Nucleolus; *Kh.*, Kernhöhle; *En.*, Endoplasma; *Ex.*, Exoplasma (Hornmantel der Zelle). — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 1300fach.

Fig. 14. Einzelheit zu den in Fig. 7 dargestellten Verhältnissen: Stück des Oberhäutchens der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration. *K.*, Kern; *N.*, Nucleolus; *S.*, gestrichelter Saum. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 1300fach.

Fig. 15. Einzelheit zu den in Fig. 7 dargestellten Verhältnissen: Schnitt durch die untere Hornschicht.  $\varepsilon$ , Keratohyalinschicht; *K.*, Kern; *N.*, Nucleolus; *Khk.*, Keratohyalinkörper;  $\delta$ , lockere Hornschicht. Färbung Pikrokarm. Vergr. 1300fach.

Fig. 16. Ansicht der Keratohyalinschicht einer Rumpfschuppe von der Fläche. *K.*, Kern, von keratohyalinfreiem Hof umgeben; *Khk.*, Keratohyalinmassen. — Färbung Boraxkarmin. Vergr. 600fach.

Fig. 17. Keratohyalinzellen der Schuppenunterseite vom Rumpf. *Khk.*, Keratohyalinkörper; *x.*, die sie überziehende dünne Hornschicht im optischen Schnitt(?). — Ungefärbt in Alkohol untersucht. Vergr. 600fach.

Fig. 18. Longitudinalschnitt durch den Schuppenwinkel einer Rumpfschuppe. *Ep.o.*, Epidermis der Unterseite der deckenden Schuppe, die links in scharfem Winkel in die Epidermis der Oberseite der gedeckten Schuppe (*Ep.u.*) umbiegt. *Str.M.*, Stratum Malpighii; *Str.c.*, Stratum corneum; *Khz.*, Keratohyalinzellen; *Khk.*, Keratohyalinkörper. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 600fach.

Fig. 19a—d. Aufeinander folgende Zustände der Keratohyalinbildung bei den Zellen von der Unterseite einer Kopfschuppe. *K.*, Kern; *C.*, Cytoplasma; *Khk.*, Keratohyalin. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Orange G. Vergr. 880fach.

Fig. 20a—c. Aufeinander folgende Zustände der Keratohyalinbildung bei den Zellen von der Unterseite einer Kopfschuppe. *K.*, *C.*, *Khk.*, wie in Fig. 19. *N.*, Nucleolus. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 600fach.

Fig. 21. Flächenansicht des Oberhäutchens einer Rumpfschuppe im Bereich der Schuppenwurzel. Die Zellgrenzen, welche im oberen Teil der Figur als ununterbrochene Konturen erscheinen, lösen sich caudalwärts in feine Querstriche auf. (Soweit die Konturen vollständig erscheinen, springen die Zellen mit ihrem distalen Rand vor, so daß eine Art dachziegeliger Deckung entsteht.) — Färbung Silbernitrat. Vergr. 600fach.

Fig. 22. Flächenansicht des Oberhäutchens einer Rumpfschuppe im mittleren, unbedeckten Teil der Schuppe. Die Zellen sind in der Querrichtung der Schuppe außerordentlich in die Länge gestreckt, ihre Grenzen überall durch feine Querstriche markiert. (Wie sich aus dem Schnitt ergibt, besteht hier eine dachziegelige Deckung der Zellen nicht mehr.) — Färbung Silbernitrat. Vergr. 600fach.

Fig. 23. Ansicht des freien Randes einer Rumpfschuppe von der Unterseite. (Die Zellen decken sich distal dachziegelartig, vgl. Fig. 25.) In (oder auf?)

den Zellen hat sich ein körniger Silber Niederschlag gebildet; die hellen Flecken entsprechen Verwölbungen. — Färbung Silbernitrat. Vergr. 600fach.

Fig. 24. Flächenansicht der Zellen des Stratum corneum einer Rumpfschuppe. In den Zellen ein körniger Silber Niederschlag, der durch seine Verstärkung an den Zellgrenzen diese deutlich hervortreten läßt. — Färbung Silbernitrat. Vergr. 600fach.

Fig. 25. Querschnitt durch den äußersten, distalen Rand einer Rumpfschuppe, soweit er nur aus der oberen Hornschicht besteht (vgl. Fig. 9). Auf der Unterseite die dachziegelige Anordnung der oberflächlichen Hornzellen; *o*, Oberhäutchen. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 600fach.

Fig. 26. Hornschicht von der Unterseite einer Rumpfschuppe, etwas entfernt vom distalen Rand, abgehoben. Dachziegelige Deckung der Zellen. — Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 600fach.

Fig. 27. Querschnitt durch die Epidermis einer Rumpfschuppe im Ruhezustand mit einem Hautsinnesorgan. *G.I.*, Hornschicht; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *S.*, Sinnesorgan, gekennzeichnet durch die Schrägstellung der Kerne des Stratum Malpighii; in der Hornschicht der Kanal zur Aufnahme der Vorwölbung des Organs. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 1300fach.

Fig. 28. Schnitt durch die im Ruhezustand befindliche Epidermis, die subepidermoidale Schicht und die Oberfläche der Knochenplättchen einer Rumpfschuppe. *G.I.*, Hornschicht; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *G.*, collagene Grenzlamelle; *Sep.S.*, Subepidermoidale Schicht; *L.*, Lymphraum; *Kn.*, Knochenplättchen der Cutis. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 1300fach.

#### Tafel XXIV.

Fig. 29. »Farblose« Pigmentzelle aus den oberen Schichten des straffen Coriums. *K.*, Kern. — Aus einem mit Thionin gefärbten Totalpräparat des straffen Coriums. Vergr. 600fach.

Fig. 30. Schnitt in cranio-caudaler Richtung durch die Knochenplättchen der Cutis; Verbindungsstelle eines proximalen (*p.l.p.*) und distalen (*d.l.p.*) Längstäfelchens. *T.*, Teilspalt; *o.S.*, obere, *m.S.*, mittlere, *u.S.*, untere Schicht des Knochens; *Kz.*, Knochenzellen; *F.*, Verbindungsfasern, die in die untere Schicht eindringen. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrinsäure. Vergr. 600fach.

Fig. 31. Schnitt in transversaler Richtung durch ein Längsplättchen (Mitte der Schuppe) — dem Teilspalt zugekehrter Abschnitt. *T.*, *o.S.*, *m.S.*, *u.S.*, *Kz.*, *F.*, wie in Fig. 30. — Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 600fach.

Fig. 32. Schnitt in transversaler Richtung durch die Verbindungsstelle zweier Längsplättchen (distaler Teil der Schuppe). *T.*, *F.*, *Kz.*, wie in Fig. 30; *Kz'.*, in einfacher Reihe angeordnete, einen dem Umriß des Täfelchens folgenden Randsaum bildende Knochenzellen. — Färbung Boraxkarmin. Vergr. 600fach.

Fig. 33. Schnitt in cranio-caudaler Richtung durch das Ende eines proximalen Längstäfelchens am Schuppenfuß. *K.*, Knochen; *O.*, Osteoblasten; *B.*, das den Schuppenfuß einsäumende Bändchen. — Färbung Eosin-Pikrinsäure-Wasserblau. Vergr. 600fach.

Fig. 34. Stück des straffen Coriums, etwa die Hälfte eines von den Abdrucklinien gebildeten Sechseckes, seitlich und unten von Abdrucklinien begrenzt (die obere Grenzlinie willkürlich gewählt). *F.*, die Bindegewebsfasern, welche

in ein und derselben Schicht parallel verlaufen, von Schicht zu Schicht aber sich unter einem Winkel kreuzen, der dem Schnittwinkel der Schuppenschragzeilen gleich ist. *Q.*, die an den Abdrucklinien sichtbar werdenden Querschnitte der Faserschichten, welche zu dieser Abdrucklinie gekreuzt verlaufen; *O.*, Öffnungen zum Durchtritt der Gefäße und Nerven. — Färbung Säurefuchsin. Vergr. 80fach.

Fig. 35. Querschnitt durch das straffe Corium. *q.*, die Lagen mit quer getroffenen Fasern; *l.*, die mit längsgetroffenen; *K.*, Kern. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 600fach.

Fig. 36. Stück des straffen Coriums vom Schwanze mit einem Teil einer präformierten Bruchstelle. *F.*, Fasern des straffen Coriums; *S.*, die Fasern, die die auseinander weichenden Hautstücke einsäumen; *Tf.*, die den Trennungsspalt ausfüllenden Fasern. — Färbung Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 160fach.

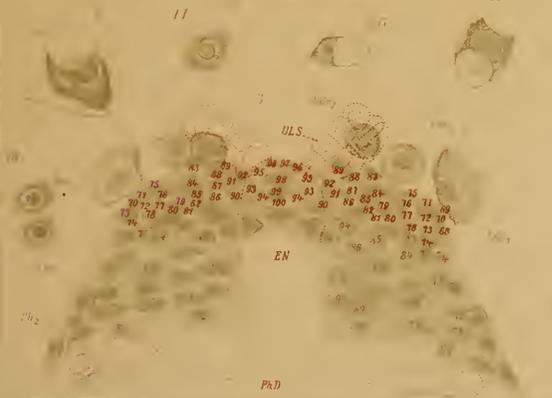
Fig. 37. Stück des straffen Coriums vom Schwanze mit einem Teil einer präformierten Bruchstelle. *F.*, *S.*, *Tf.*, wie in Fig. 36; *K.*, Kerne des straffen Coriums. — Färbung DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 160fach.

Fig. 38. Längsschnitt durch die Haut des in Regeneration begriffenen Schwanzendes. *Ep.*, Epidermis; *o.H.*, oberflächliche Hornschicht; *Sep.S.*, Subepidermoidale Schicht; *str.K.*, straffes Corium; *subk.S.*, subkutane Schicht; *O.*, Oberseite; *U.*, Unterseite der Schuppe; *Str.*, in die Schuppenpapille aufsteigender Strang des straffen Coriums; *Bl.*, Blutgefäße. — Färbung Boraxkarmin. Vergr. 80fach.

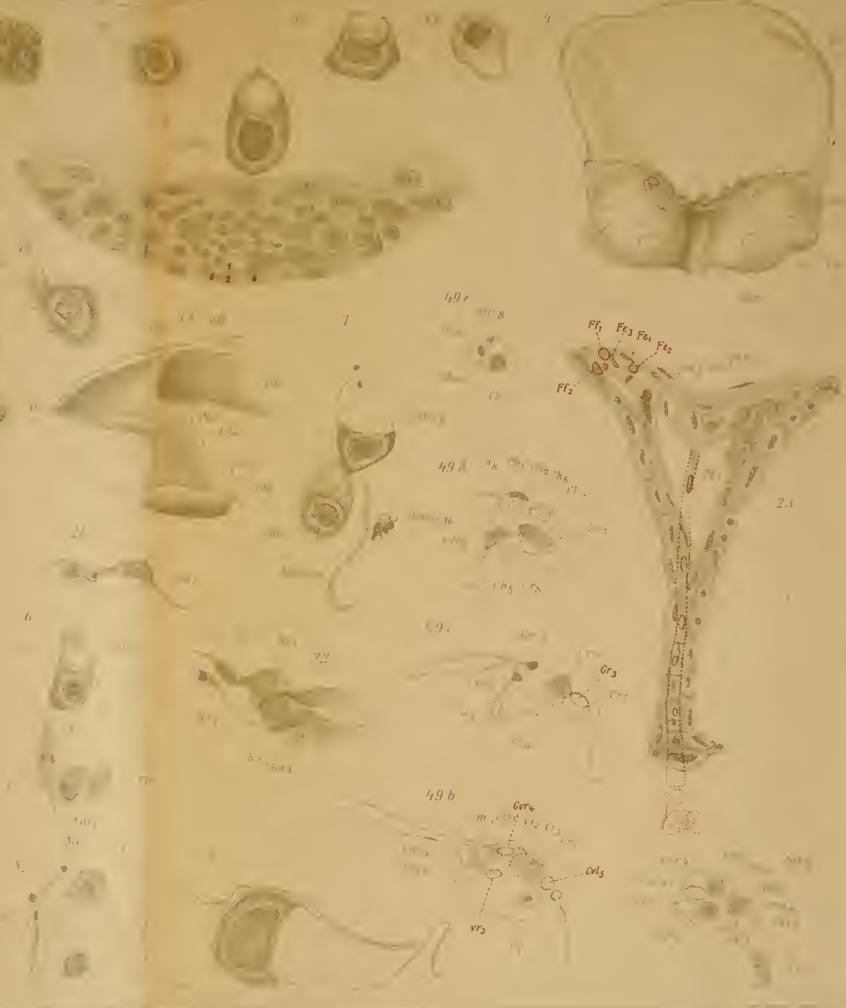








Ph.D







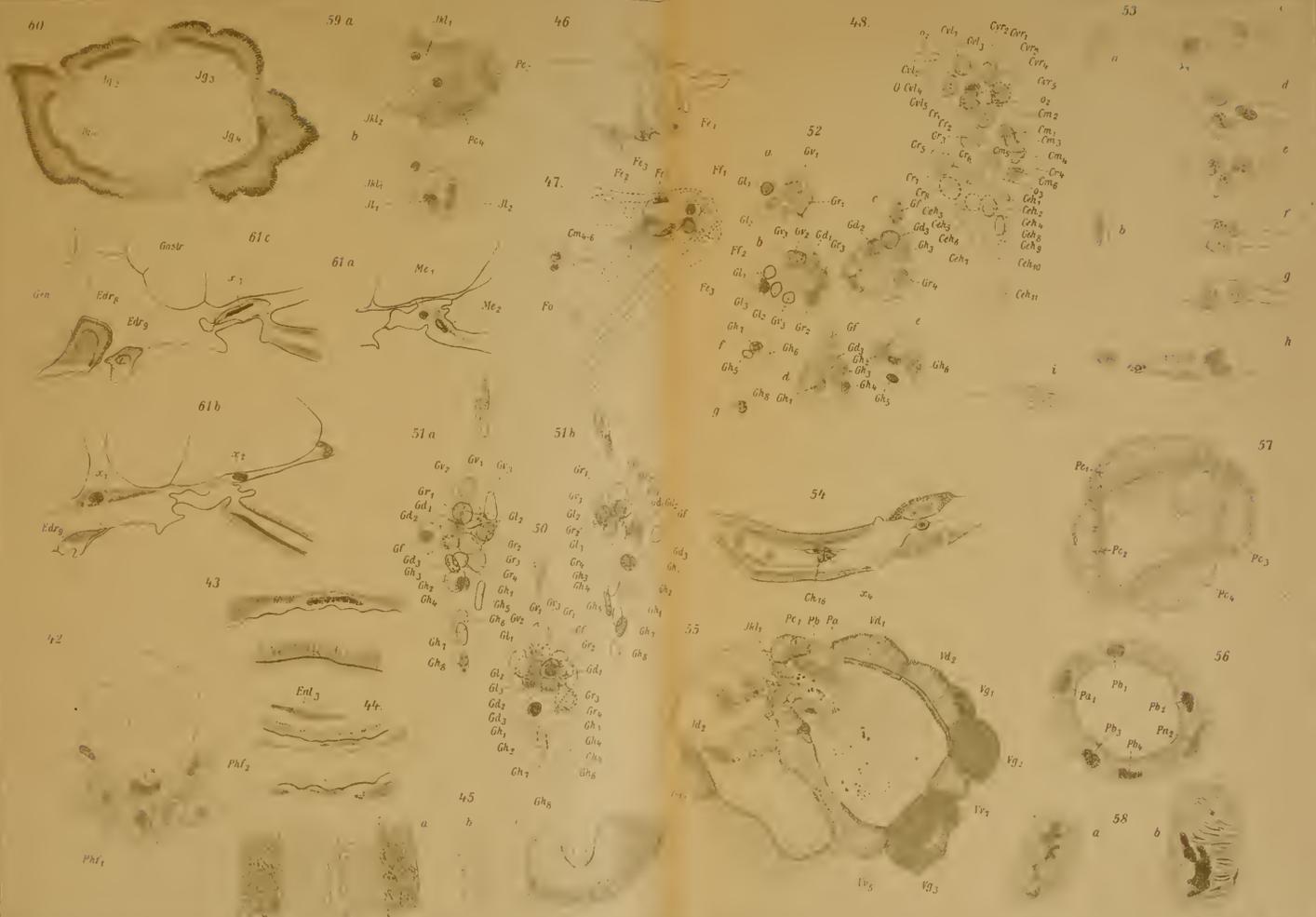












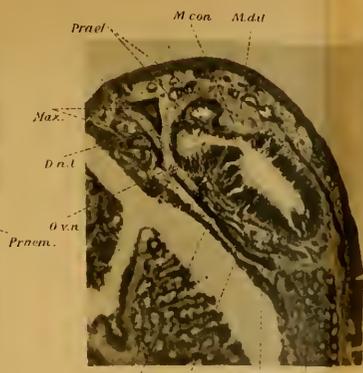




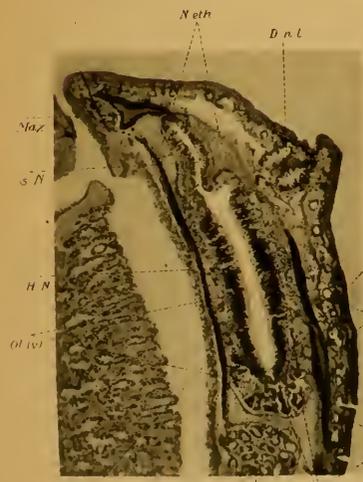




Neth. C.int. 1.



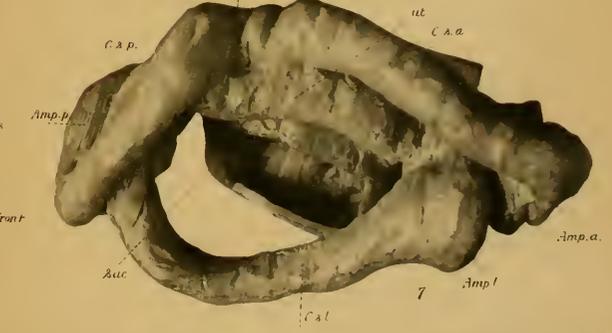
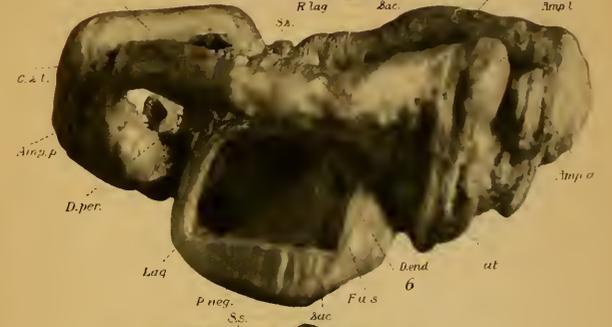
u.N.d. Vom. 2. O.U. C.int.



Vom. 3. C.int. u.N.d.



u.N.d. Neth. Cer.

















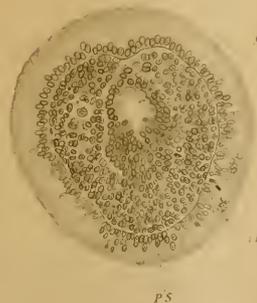
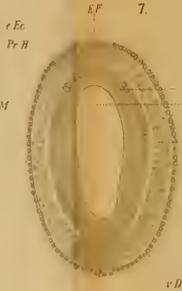
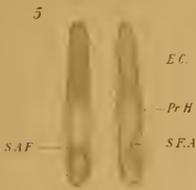
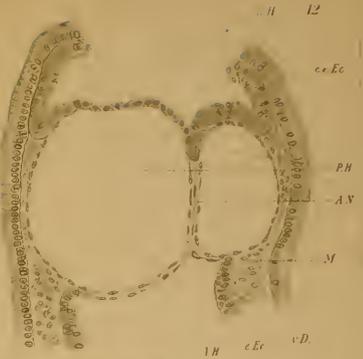
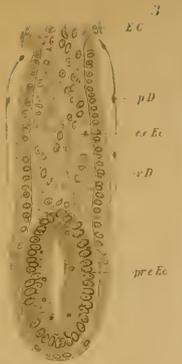
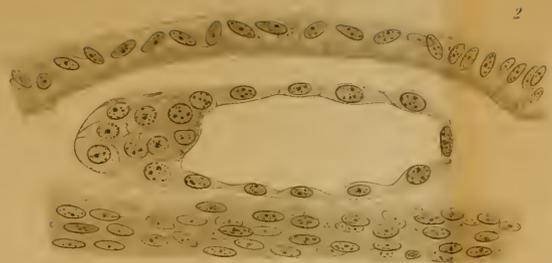
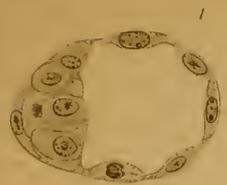








Fig. 10.



Fig. 14.



Fig. 11.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.







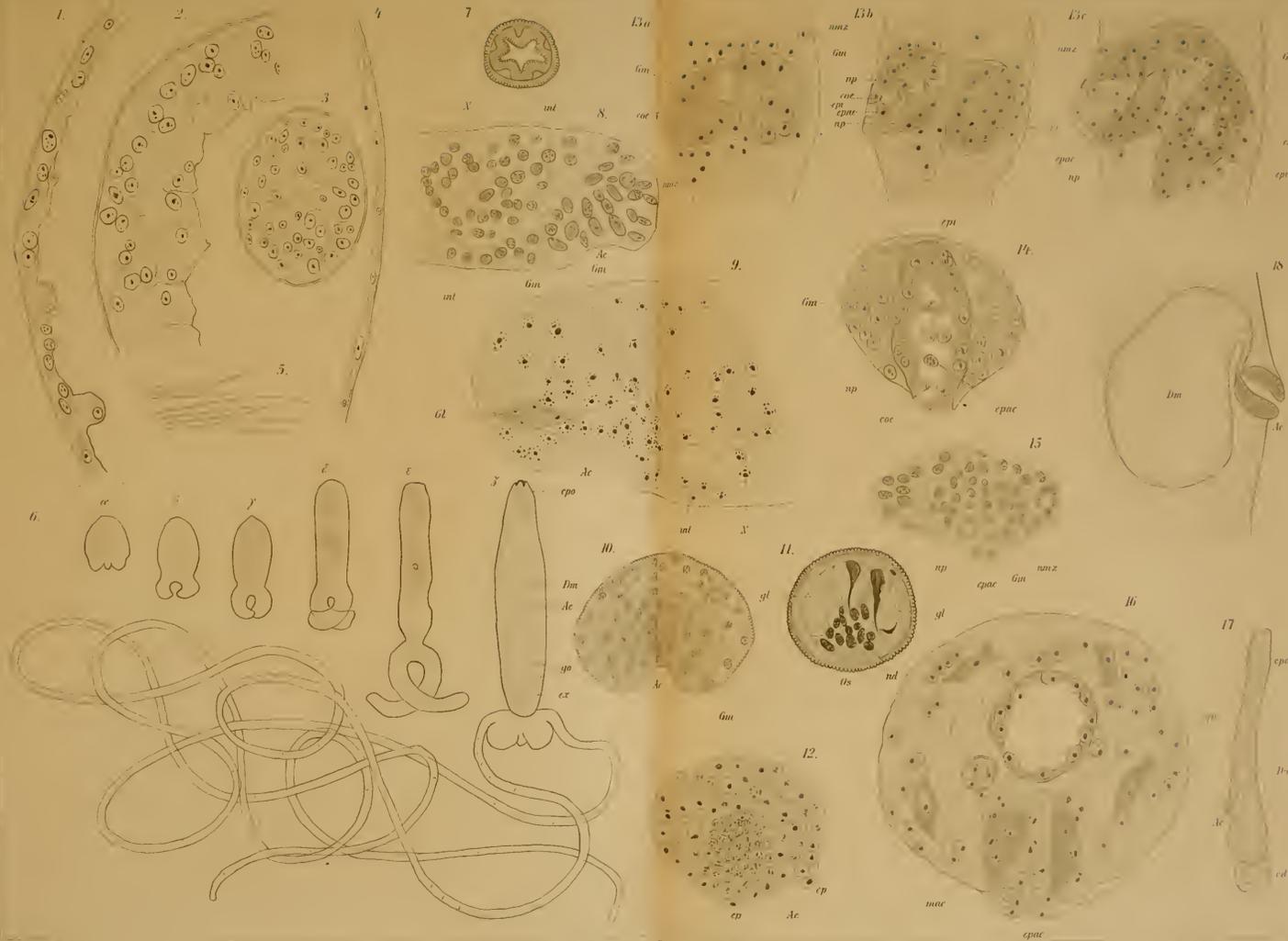








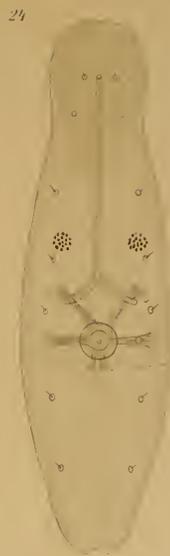
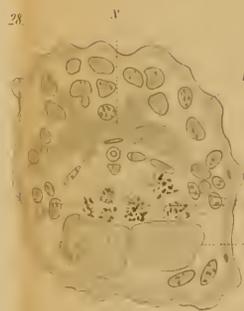
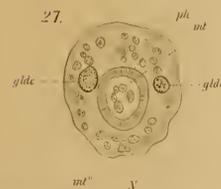
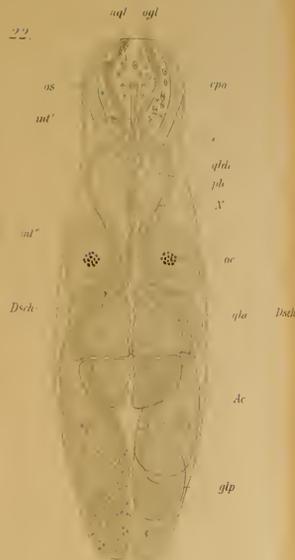
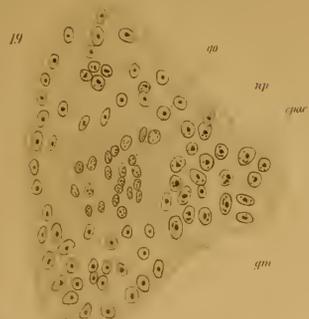




























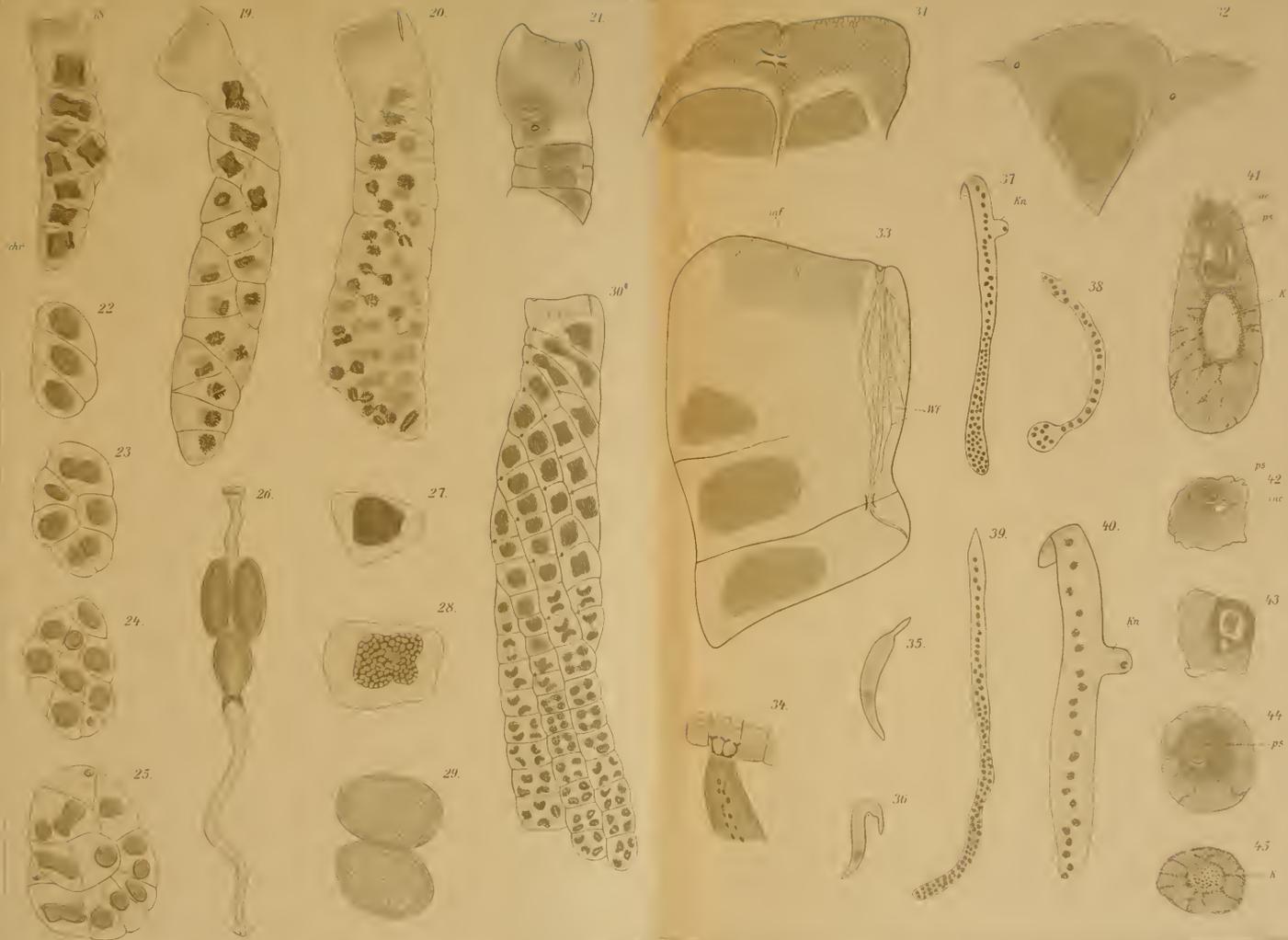
















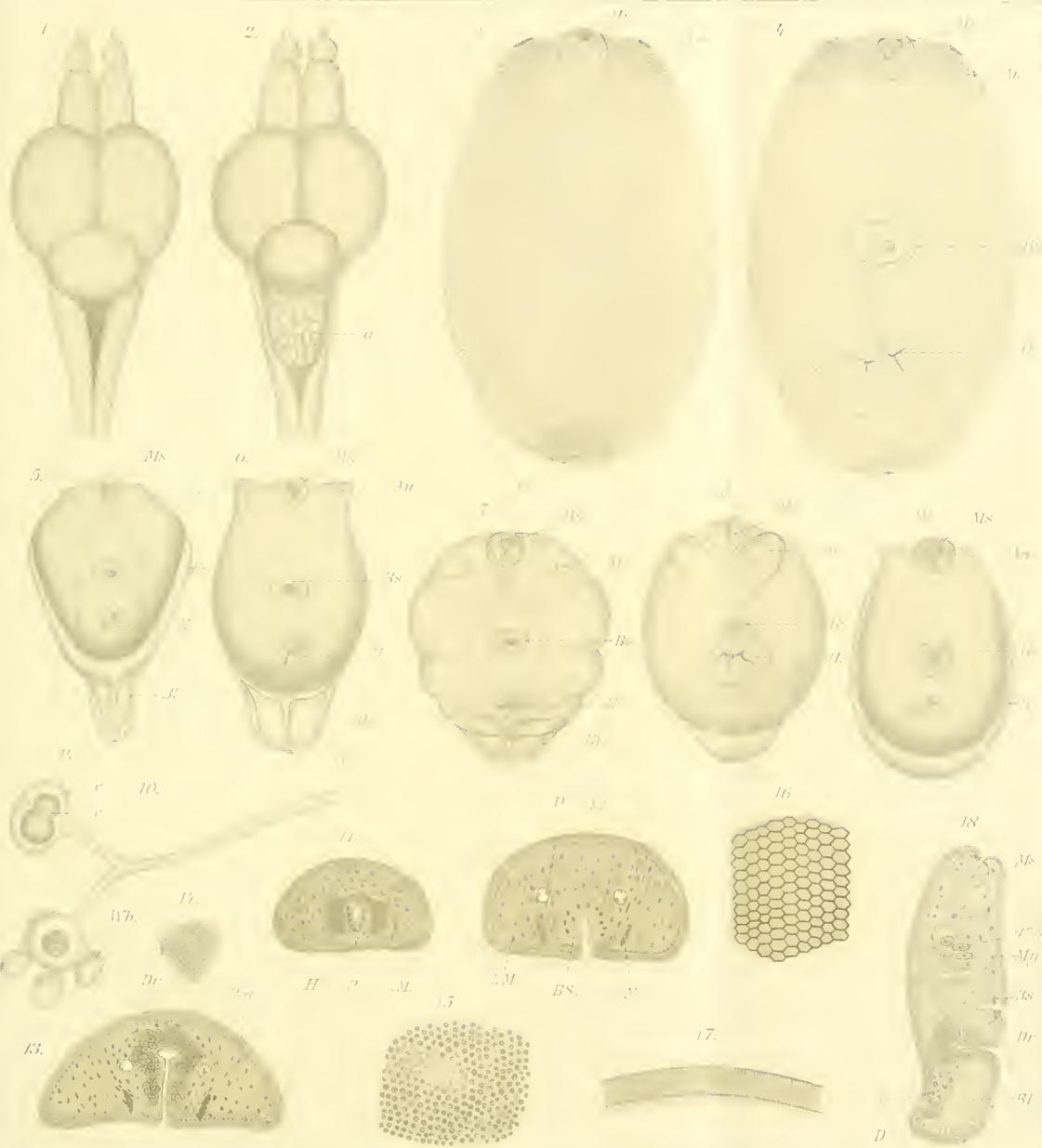














1



2



3



6



4



5



7



8



9



10



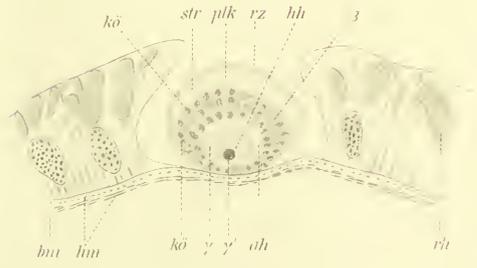
11



12



14



13















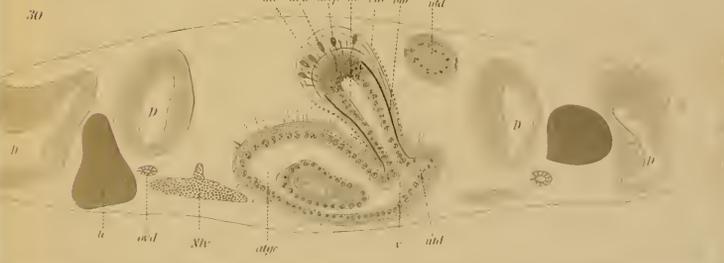
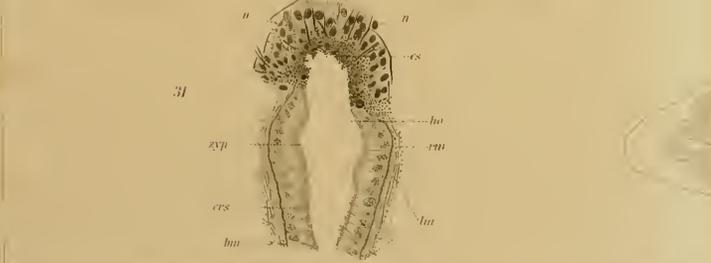
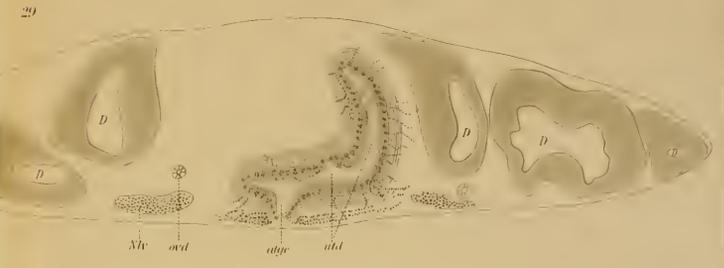
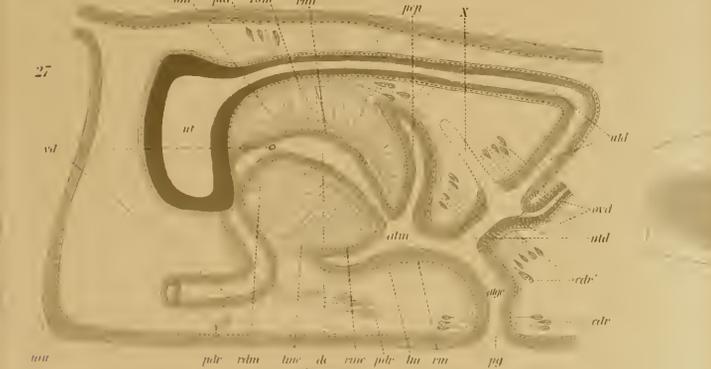
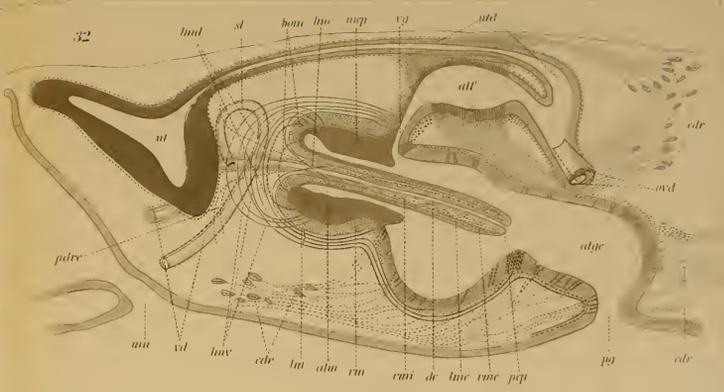
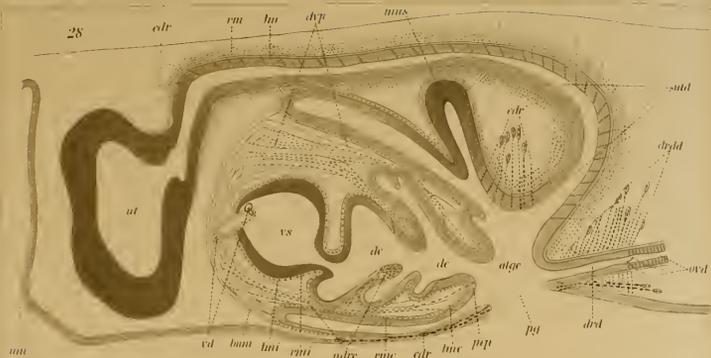
























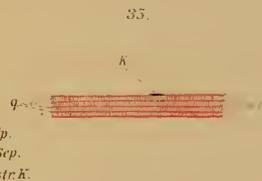
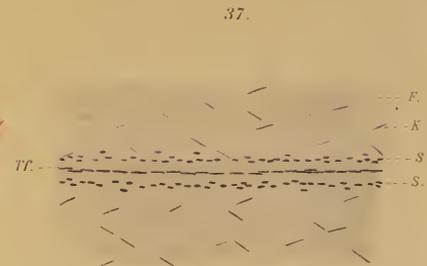
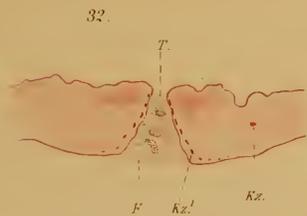
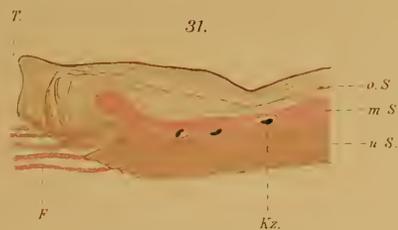
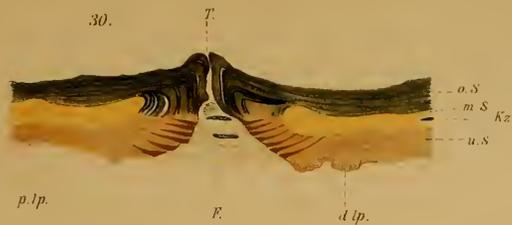






















MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 01443

1799

